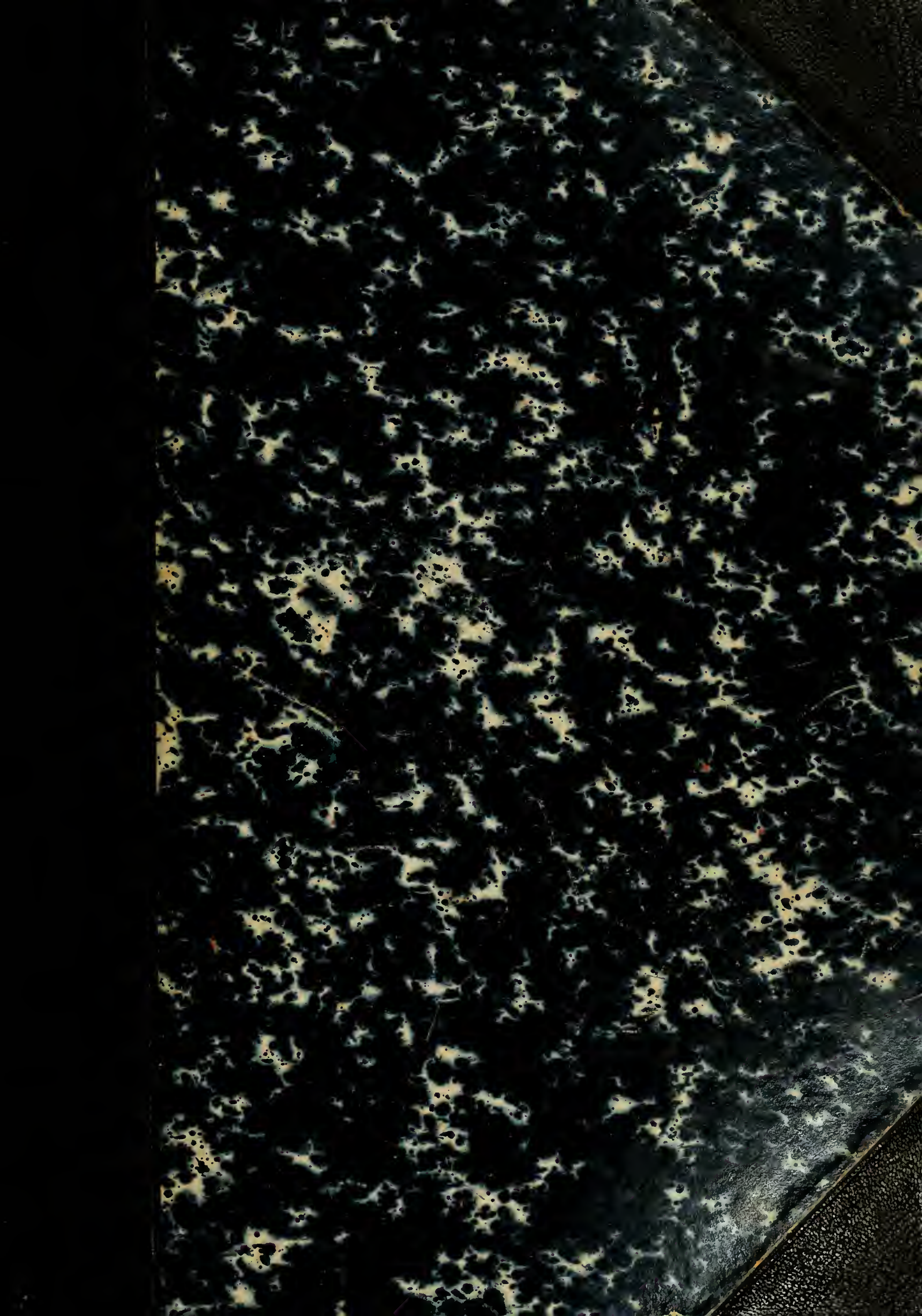


LA CELLULE

TABLE DES MATIÈRES DU TOME XXVIII

LA CELLULE

RECUEIL
DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR
J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,
PUBLIÉ PAR
G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE,
A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVIII
1er FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE
Typ. de JOSEPH VAN IN & Cie,
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, Libraire,
rue de la Monnaie.

1912

3600

LA CELLULE

RECUEIL

DE CYTOLOGIE ET D'HISTOLOGIE GÉNÉRALE

FONDÉ PAR

J. B. CARNOY, PROFESSEUR DE BOTANIQUE ET DE BIOLOGIE CELLULAIRE,

PUBLIÉ PAR

G. GILSON, PROFESSEUR DE ZOOLOGIE ET D'EMBRYOLOGIE.

A L'UNIVERSITÉ CATHOLIQUE DE LOUVAIN

TOME XXVIII

2d FASCICULE

Prix : 25 francs.

LIERRE
TYP. DE JOSEPH VAN IN & Cie.
Grand'place, 38.

LOUVAIN
A. UYSTPRUYST, LIBRAIRE,
rue de la Monnaie.

1913

RECHERCHES

d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif

DES HOMOPTÈRES SUPÉRIEURS

PAR

P. Émile LICENT.

Travail du laboratoire de Gemert.

(Mémoire déposé le 1er mars 1912.)

Recherches d'anatomie et de physiologie comparées sur le tube digestif des Homoptères supérieurs

INTRODUCTION.

La littérature de l'anatomie et de la physiologie des homoptères supérieurs ou cicadines est relativement peu abondante. Les » Recherches « de DUFOUR sur les hémiptères (33), son travail sur l'anatomie des cigales (25), plus près de nous les recherches biologiques de GRUNER (01) sur les cicadelles (*Aphrophora* GERM. et *Philænus* STÅL) et les études de GADD (02) sur la structure du tube intestinal d'*Aphrophora spumaria* L., tels sont les travaux importants en la matière.

Cependant la question autour de laquelle je me suis proposé de grouper les résultats de mes recherches sollicita, un peu dans tous les temps, l'attention de nombreux naturalistes; je veux parler de la production, par certaines larves de cicadines, appartenant à la famille des *Cercopidæ*, du populaire » crachat de coucou «, amas de mousse blanche, si fréquent aux mois de mai et de juin sur les herbes et sur les saules. A l'explication de cette formation curieuse, GRUNER (01) consacre une bonne part de ses efforts. Il était en concurrence avec MORSE (1900) (¹) et PORTA (00); il avait été précédé par FABRE (00), BATELLI (1891), HANOW (1889-1890), WHEELER (1889), DE GEER (1780), POUPART (1705), BLANKAART (1688) et beaucoup d'autres observateurs, dont l'auteur allemand prolonge la liste jusqu'à Albert le Grand et Saint Isidore de Séville. Après GRUNER, GIRAULT (04), BERLESE

(¹) Cité par BALL (01), en ces termes : « This process of froth making (by Leaf Hoppers and Tree Hoppers) was discovered and first correctly described by professor E. S. MORSE, of Salem, and published many years ago in his Elementary Zoology. His observations were probably made on the larvae of *A. spumarius* (sic) which belongs to the genus *Philænus* as now recognized. » Et en note : « For a detailed account of this process see Prof. MORSE's article » A Bubble blowing Insect. » Pop. Sc. Monthly, May, 1900 (op. cit. p. 123).

(07), GUILBEAU BRAXTON (08), SULC (11), ont proposé leurs explications. En dehors de son étrangeté, la question a bien son importance, puisqu'il s'agit là d'un mode de protection larvaire, intéressant la conservation des espèces.

But de ce travail. — Ce travail ne va pas directement à satisfaire aux points d'interrogation posés par ces auteurs, ni à critiquer les réponses fort diverses qu'ils ont avancées, soit sur les matières premières de la mousse et sur l'origine de ces substances, soit sur le mécanisme de leur mise en bulles. Le but poursuivi, c'est de voir s'il n'y a pas lieu de rattacher à la fonction spumigène les particularités anatomiques et physiologiques du tractus digestif et des tubes de Malpighi.

En pareille enquête, la comparaison de larve à adulte s'imposait.

D'autre part, il était utile de comparer les *Cercopidæ*, les seuls homoptères écumants, à quelques représentants des autres familles du groupe. On discernerait mieux ainsi, dans les faits constatés, ce qui, étant plus immédiatement ordonné à la fabrication de l'écume, appartient en propre aux *Cercopidæ*, et ce qui, appartenant en commun à toutes les cicadines, a permis chez les *Cercopidæ* la spécialisation qui les caractérise. Du même coup, cette comparaison pourrait permettre de retrouver à l'état d'ébauche, dans les diverses familles, le dispositif et la fonction spumigènes des *Cercopidæ*.

En conséquence, la division adoptée est la suivante :

1re Partie. — Tube digestif et vaisseaux malpighiens chez les *Cercopidæ*.

1re Section. Anatomie.

A. Tractus intestinal larvaire et adulte.

B. Tubes de Malpighi : 1° larvaires, 2° adultes.

2e Section. Physiologie.

Digestion. Excrétion. Production de l'écume.

2e Partie. — Tube digestif et vaisseaux malpighiens dans les autres familles de cicadines, par comparaison avec ceux des *Cercopidæ*. En quoi consiste au juste la spécialisation de cette dernière famille en vue de la production de l'écume?

Les *Fulgoridæ* ont paru mériter une place à part. Leur tube digestif et leurs vaisseaux urinaires sont étranges par leur simplicité même : dans un groupe où ces organes ont dérouté nombre d'anatomistes par leur allure inattendue, les *Fulgoridæ* semblent, à première vue, faire retour au type banal. Il est cependant possible de retrouver chez eux des vestiges importants de l'organisation typique propre au reste des homoptères supérieurs.

MATÉRIEL.

Ce travail ayant été poursuivi surtout en Hollande, dans le N.-Brabant, j'ai dû naturellement prendre la meilleure partie de mon matériel dans la faune de cette province. D'ailleurs, en ce pays de prairies humides, coupées de fossés bordés d'aunes et de saules en arbres ou en broussailles, les homoptères abondent. Les bruyères du Peel fournissent aussi leur appoint. J'ai pu ainsi trouver, sans trop de peine — quelques-uns, il est vrai, en petit nombre, — des représentants de presque toutes les familles admises pour l'Europe par MELICHAR (96); les *Cicadidæ* seuls faisaient défaut. Grâce à des correspondants aimables, auxquels je suis heureux de manifester ici ma gratitude, j'ai pu combler cette lacune; j'ai reçu d'eux des cicadides du midi de la France, de Syrie et de Chine ([1]). Le P. PERROT, missionnaire en Chine, a poussé la complaisance jusqu'à préparer et fixer, en vue de l'étude micrographique, un matériel abondant de différentes espèces de Tché-ly (S. S. E. de Tien-Tsin), parmi lesquelles j'ai étudié surtout *Lycorma delicatula* (*Fulgoridæ*). Le même service m'a été rendu à Tananarive (Madagascar) par le P. DE LA DEVÈZE pour *Ampleus mirabilis* (*Cercopidæ*).

J'ai pu ainsi étudier une cinquantaine de cicadines.

Les déterminations ont été faites ou revisées pour les espèces hollandaises par M. le Dr MAC GILLAVRY qui, malgré des occupations très absorbantes, ne m'a pas ménagé son temps. M. DU BUYSSON, du Muséum de Paris, a nommé *Ampleus mirabilis* DL., M. E. SCHMIDT, *Lycorma delicatula* WHITE, et M. DISTANT, *Cryptotympana pustulata* FABR.

M. SCHOUTEDEN, secrétaire de la Société entomologique de Belgique et directeur de la « Revue Zoologique Africaine », m'a rendu de nombreux services d'ordre scientifique, dont je tiens à le remercier vivement.

La récolte d'un matériel aussi abondant et son étude sur place ou au laboratoire ne pouvaient que donner occasion à des observations variées,

([1]) Le matériel pour dissection arrive en assez bon état dans la glycérine pure additionnée de 1 % d'acide phénique. On y jette les bêtes vivantes et on les y conserve. Les organes restent plus souples que dans le formol (ASSMUTH).

d'ordre biologique ou anatomique, dont quelques-unes d'ailleurs se rattachent étroitement au sujet traité. Encouragé par M. le Prof. Cuénot, à qui je veux témoigner ma reconnaissance pour les précieux conseils et les indications qu'il a bien voulu me donner, je me suis décidé à en consigner rapidement le souvenir. Seulement, pour éviter l'encombrement, ces données seront reportées à la fin du travail, sous la forme de notes additionnelles.

La même mesure a été prise au sujet de discussions et de critiques qui briseraient par trop la marche de l'exposition.

Les millésimes, du type ordinaire et en chiffres arabes, entre parenthèses, renvoient à la liste bibliographique qui se trouve à la fin du texte; le millésime est écrit par ses deux derniers chiffres pour les ouvrages directement consultés; pour les autres, on a mis les quatre chiffres.

Ce travail a été entrepris et exécuté au Laboratoire de Biologie de Gemert, sur les indications et grâce à la direction du P. Pantel, à qui j'exprime ici ma grande reconnaissance.

Gemert, 15 février 1912.

PREMIÈRE PARTIE.

Tube digestif et vaisseaux malpighiens chez les Cercopidæ.

Les *Cercopidæ* méritent déjà, par eux-mêmes, une place à part.

D'abord la complication du tube digestif, commune à toutes les cicadines, est portée chez eux au maximum. Ils réalisent au plus haut degré une spécialisation qui répond dans tout le groupe à un mode particulier de nutrition.

Ensuite les particularités anatomiques de leurs tubes de Malpighi sont, plus que dans les autres familles, en relation étroite avec le rôle particulier qu'ils jouent dans la protection de la larve.

A ces deux titres, la famille des *Cercopidæ* paraît bien constituer un type extrême dans le groupe entier des homoptères supérieurs Les autres familles, dont l'étude fera l'objet d'une seconde partie, n'offrent que la répétition, mais en dégradé ou en ébauche, du type indiqué.

Espèces étudiées. — Les *Cercopidæ* utilisés sont les suivants [1] :

Ptyelus spumarius LINN. (= *Aphrophora spumaria* LINN., étudié par GADD (02), Hollande).

P. lineatus LINN. id.

P. minor KB. id.

Aphrophora alni FALL. id.

A. salicis, DE GEER id.

Ampleus mirabilis DL. (Tananarive).

Triecphora vulnerata GERM. (Nancy, Gemert).

Quelques observations sur ces espèces sont rassemblées dans une des notes additionnelles (note V).

Nous étudierons d'abord les données anatomiques et nous chercherons ensuite à nous rendre compte de la physiologie. A moins de mention expresse contraire, les données qui vont être exposées s'appliquent à toutes les espèces énumérées.

---

[1] En tout ce qui regarde la systématique des espèces européennes de cicadines, j'ai suivi, sous le contrôle et avec l'aide de M. MAC GILLAVRY, L. MELICHAR, « *Cicadinen* von Mittel Europa » (96). J'ai seulement adopté, avec LAMEERE (00), le nom de *Ptyelus* LEPELLETIER et SERVILLE, au lieu de *Philaenus* STÅL.

DIVISION I. — ANATOMIE.

Le tube digestif a sensiblement la même conformation chez les larves et chez les adultes. Nous l'étudierons donc simultanément aux deux stades dans un premier chapitre.

Quant aux tubes de Malpighi, ils présentent une différence importante de larve à adulte. Aussi le deuxième chapitre, qui leur est consacré, sera-t-il divisé en deux paragraphes, fort inégaux d'ailleurs en étendue : 1° les tubes de Malpighi chez la larve; 2° les mêmes organes chez l'adulte.

CHAPITRE I.

TUBE DIGESTIF.

Conformation générale d'après la littérature et les observations personnelles.

Ainsi que Dufour (25) le remarquait déjà ([1]), non seulement chez des *Cercopida*, comme *Cercopis* et *Aphrophora*, mais aussi chez d'autres cicadines comme *Ledra*, *Centrotus*, *Cicada*, « le trait le plus caractéristique de l'appareil digestif » est la manière d'être du médiintestin, ou « ventricule chylifique », fig. 1 i, i_1, i_2. Ce tronçon, dilaté en une « poche » plus ou moins vaste dans sa partie antérieure, *dp*, se reploie sur lui-même dans sa partie postérieure plus grêle, pour revenir sur la dilatation et s'y enfoncer, en formant une boucle fermée. Dufour croyait d'abord la boucle si parfaite que, d'après lui, le « tube intestiniforme » va « se dégorger dans la poche elle-même » (op cit., p. 81) Nous parlerons plus tard des tubes de Malpighi.

Mais Doyère (39), en ouvrant la poche de l'un des types étudiés par Dufour, *Cicada plebeja*, découvrit que le tube intestiniforme ne débouche pas du tout dans la cavité de « l'estomac »; après s'être introduit dans la paroi, il rampe, en zigzagant, entre les tuniques dont elle se compose et ressort près de l'orifice cardiaque.

Nassonow (99), d'après ses figures et les légendes qui les accompagnent,

---

([1]) Cité par Doyère (39). — Dufour avait, à cette date, rassemblé ses observations dans son grand ouvrage intitulé : *Recherches anatomiques et physiologiques sur les hémiptères* (33).

n'a rien changé, sur ce point précis, aux données de DOYÈRE [1]. Et de fait ces données, acceptées par DUFOUR lui-même (39), sont exactes, comme j'ai pu le constater non seulement chez les *Cicadidæ* (*Tettigia orni*, p. ex.), mais chez tous les *Cercopidæ* que j'ai disséqués, sans parler des autres familles.



FIG. $1t$. — *Triecphora vulnerata* adulte tube digestif et tubes de Malpighi. — Gr. 11.
g, gouttière; — i_1, i_2, segments proximal et distal du médiintestin; — *p*, poche dans la paroi de laquelle viennent zigzaguer le médiintestin i_2 et les tubes de Malpighi *m*; — *r*, rectum; — *dp*, dilatation ventriculaire; — *em*, point de pénétration du médiintestin dans la paroi ventriculaire; — *etr*, étranglement séparant les deux segments du médiintestin; — *ip*, intestin grêle; — *œs*, œsophage; — *pr*, partie proximale, par rapport à la poche, des tubes de Malpighi.

La lumière du tractus intestinal décrit donc le parcours suivant, FIG. 1_t : œsophage, *oes*; — portion dilatée du médiintestin, *dp*; — portion tubulaire du médiintestin, divisée elle-même en deux segments, i_1 et i_2, par un étranglement très marqué, *etr*; – lacets dissimulés dans la paroi de la portion dilatée; — intestin grêle, *ip* [2], entièrement libre; — rectum, *r*.

Des deux segments i_1 et i_2 de la boucle médiintestinale, GADD (02, p. 87) fait deux cæcums aboutés, à lumières complètement séparées l'une de l'autre, et dépendant toutes deux de l'estomac (Magen). Ces deux cæcums seraient rattachés l'un à l'autre par du tissu conjonctif, — « durch Bindegewebe innig mit einander verbunden sind » (op. cit., p. 88). — GADD veut voir dans cette transforma-

(1) Pourtant une phrase de GADD (02) fait difficulté. Après avoir décrit la poche de *Aphrophora spumaria*, il ajoute : « Eine Durchbohrung des Darms durch den Dünndarm oder durch die Malpighi'schen Gefässe, wie dies NASSONOW für die Cicaden beschreibt, habe ich auf keinen meiner Schnitte bemerken können » (op. cit., pp. 89 et 90). Si la paroi de l'estomac est traversée par l'intestin grêle, c'est que celui-ci n'est pas en continuité, par les zigzags, avec le tronçon intestiniforme du mésentéron, et donc que celui-ci débouche lui-même dans l'estomac dont il serait un diverticule bouclé.

(2) Pour plus de facilité dans la lecture des figures, nous représenterons l'intestin terminal avec sa musculature longitudinale schématisée; on le suivra ainsi plus aisément dans le faisceau des tubes de Malpighi.

tion de la boucle médiintestinale en deux cæcums une différence importante entre le tube digestif de la larve d'*Aphrophora spumaria*, qu'il étudie pour sa part, et celui de *Cicada plebeja* étudié par NASSONOW. Il insiste même jusqu'à y voir un dispositif type dont la boucle de *Cicada* ne serait qu'une modification par fusion des deux cæcums (op. cit., p. 88). Ce qui semble avoir amené l'auteur russe à cette interprétation, c'est la présence du fort étranglement, *etr*, dont nous avons parlé. Il est certain que l'inégalité des diamètres du tube, chez la larve, avant et après l'étranglement, la manière dont le tronçon i_1 aborde alors le tronçon i_2 par côté, la couleur d'ensemble et l'aspect des cellules extrêmement différents de l'un à l'autre, tout appelle, à première vue, l'idée de deux culs-de-sac unis par des attaches superficielles. Pourtant, les coupes transversales et longitudinales, FIG. 3, ne permettent pas d'adopter cette manière de voir. Il y a toujours une lumière, rétrécie en forme de goulot, *etr*, peut-être quelquefois fonctionnellement virtuelle, mais toujours anatomiquement réelle; jamais l'épithélium n'est coupé par du tissu musculo-trachéolaire, le « Bindegewebe » de GADD. Les tronçons i_1 et i_2 appartiennent donc à un même tronçon continu en forme de boucle dont ils dessinent la *branche d'aller* et la *branche de retour* par rapport à l'étranglement, ou la *branche efférente* et la *branche afférente* par rapport à la dilatation.

Sur un autre point, je me vois également obligé de m'écarter de l'auteur. Le passage de l'intestin moyen à l'intestin postérieur est marqué, chez les *Cercopidæ*, comme en général chez tous les homoptères supérieurs, par le débouché des tubes de Malpighi dans l'intestin. Au point de confluence, le médiintestin finissant se renfle de façon marquée, FIG. 4*i*, *rr*; ce renflement trahit tout simplement à l'extérieur la présence des plis d'une valvule rectale intérieure très nette sur les coupes transversales et placée au-dessous du débouché des tubes urinaires. Tout cet ensemble, extrémités proximales des tubes urinaires, renflement et valvule, est placé juste avant la sortie de l'intestin hors de la poche; appartiennent donc à l'intestin moyen tous les lacets intestinaux intérieurs à la paroi de la poche, et à l'intestin postérieur, seulement ce qui reste visible du tube digestif depuis la poche jusqu'à l'anus. Or, pour GADD, d'après ses dessins et leurs légendes (op. cit., fig. 9), les lacets appartiendraient, au moins en bonne partie, à l'intestin grêle. Tous les auteurs, que je sache, entendent par intestin grêle la partie antérieure de l'intestin postérieur (voir Note 1, pour la discussion critique détaillée des affirmations de l'auteur russe).

Les dissections et les coupes ne laissent donc aucun doute sur les deux points suivants : 1° Il y a étranglement, mais continuité de la lumière, là où GADD place une simple « commissure » entre deux cæcums stomacaux aboutés ; dès lors, ces deux prétendus cæcums aboutés doivent être considérés comme un unique prolongement de la portion dilatée, ou « Magen » de GADD.

2° Ce prolongement ne vient pas se « dégorger » (DUFOUR, 25), ni perforer en *em*, FIG. 1_t, la paroi de l'estomac comme un tube bouclé (NASSONOW, cité par GADD), ou comme un cæcum (GADD) ; mais, après avoir serpenté dans l'épaisseur de la paroi de l'estomac, le même tube en ressort sous la forme du rectum, vers le haut de l'estomac (*Cicada*) ou à mi-hauteur (*Cercopidæ* en général, et *Aphrophora* en particulier) immédiatement après avoir reçu les tubes de Malpighi (explications complémentaires dans la même Note I).

Étude des différentes parties du tube digestif.

Nous insisterons surtout sur l'anatomie macroscopique. Pour l'histologie, les données de GADD sont en général exactes ; nous les étendrons à tous les *Cercopidæ* étudiés ici, en les complétant d'ailleurs sur un certain nombre de points.

Avant d'aborder l'étude des différentes parties de l'intestin, il est utile d'arrêter une fois pour toutes un certain nombre de dénominations qui faciliteront l'exposition. A l'œsophage, *œs*, FIG. 3_t, qui comprend un proventricule avec sa valvule, succède une région dilatée, que nous appellerons *dilatation ventriculaire* ou *région ventriculaire* : c'est le *Magen* de GADD ; cette dilatation se prolonge par le tube plus grêle qui forme la *boucle médiintestinale* ou *anse médiintestinale*, dont nous avons déjà nommé les deux tronçons, i_1 et i_2, placés en deçà et au-delà de l'étranglement, *etr* ; la boucle se prolonge dans la paroi par les *lacets* qui y zigzaguent jusqu'à la sortie de l'*intestin grêle*. La dilatation ventriculaire, à cause de sa complication, nécessite un vocabulaire spécial ; la cavité œsophagienne est prolongée directement par la cavité de la dilatation que nous diviserons en deux régions : la région antérieure, *g*, ne forme pas un tube fermé, mais un couloir ouvert dorsalement sur un diverticule, *p*, dont nous étudierons bientôt la structure compliquée ; le couloir, *g*, de par sa forme même,

sera désigné sous le nom de *gouttière*, et le diverticule, *p*, sous celui de *poche;* la région postérieure, *sc*, a la forme d'un cône à sommet tourné vers l'arrière : nous l'appellerons le *segment conique*.

Œsophage.

Gadd fait de l'intestin antérieur une étude détaillée (op. cit., p. 87). Il en décrit d'abord avec soin l'itinéraire. Le pharynx est orienté vers le haut et vers l'avant; l'œsophage, après avoir d'abord gardé la même direction, se recourbe brusquement en arrière; immédiatement après cet angle, il se dilate fortement, puis se rétrécit pour passer dans le mésothorax, où il se dilate à nouveau, mais surtout par épaississement de ses parois; enfin, dans le métathorax, il aborde l'estomac.

Ajoutons que l'œsophage ne présente pas seulement les dilatations anatomiques signalées par l'auteur russe, mais que sa dilatabilité fonctionnelle est considérable, en particulier chez certaines espèces comme *Aphrophora alni* et *Ampleus mirabilis*. Et de vrai, dans ces mêmes espèces, si l'on coupe transversalement l'œsophage en son milieu, on le voit s'épanouir en une large tulipe. Une de mes préparations le montre même plus large que la région ventriculaire du médiintestin.

Les détails histologiques de Gadd sur *Aphrophora spumaria* sont exacts (op. cit., p. 90). Je relèverai deux points : 1° les plis longitudinaux qu'il signale persistent même lorsque l'organe est fortement dilaté, aussi bien chez *Ptyelus* que chez *Ampleus mirabilis*; 2° la cuticule de l'œsophage, affirme Gadd, est plus claire et plus transparente que celle du pharynx : j'ajouterai qu'elle est si mince qu'il est difficile de la suivre; l'acide picrique, si prompt à se fixer sur les formations chitineuses, n'aide pas à la découvrir. C'est surtout grâce à des décollements accidentels qu'on peut l'apercevoir. Gadd dit qu'elle recouvre l'œsophage presque jusqu'au proventricule, « bis fast an den Kropf » (op. cit., p. 90).

Ce proventricule est signalé par l'auteur simplement pour ses hautes cellules. Les replis valvulaires ont pourtant une allure remarquable; leur ensemble est asymétrique, comme le montre la coupe sagittale représentée par la fig. **10**. Ventralement (à droite de la figure), ils naissent plus en arrière et sont moins développés qu'à la paroi dorsale : de ce côté ils pénètrent même jusque dans la cavité ventriculaire *g*. Ces plis, à leur nais-

sance émergent de la paroi comme des crêtes; mais ils finissent par s'en détacher et par flotter dans la cavité en formant une manchette plus ou moins festonnée et plissée. Enfin, cette manchette se fend du côté dorsal (ceci est visible sur la coupe transversale représentée par la FIG. 7, *fd*). La FIG. schématique 2*t* peut donner une idée du dispositif.

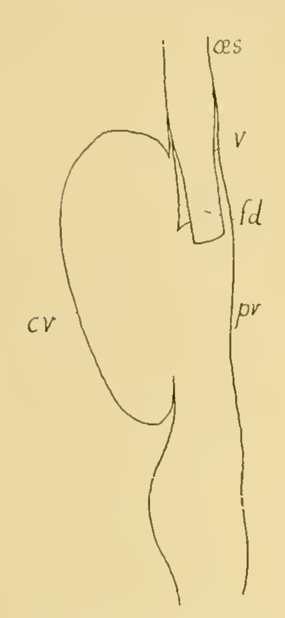


FIG. 2*t*. — Reconstitution schématique de la valvule proventriculaire chez les *Cercopidæ*.
v, valvule; — *fd*, fente dorsale de la valvule du côté de la poche *cv*; — *œs*. œsophage: — *pv*, paroi ventrale du tube digestif.

Les cellules épithéliales de la valvule ont un aspect particulier; elles sont remarquablement hautes, comme le dit GADD, et étroites, FIG. 10, si bien que, disposées en une assise sur chaque face des plis, elles dessinent, en coupe, les barbelures d'une plume dont leur base musculo trachéolaire commune formerait le rachis; elles sont binucléées, et leurs noyaux, ronds ou ovales, sont fort granuleux. Le protoplasme est bien uniformément granuleux aussi; il se colore modérément. Dans une coupe transversale à ce niveau, les nombreux noyaux de la valvule rapprochés entre eux par suite de l'étroitesse des cellules, la coloration claire de ces cellules qui sont toutes de même dimension, tout l'ensemble fait un ilot tranché au voisinage des cellules grosses et sombres de la région ventriculaire.

Il ne saurait être question de cellules génératrices d'une membrane péritrophique. D'ailleurs, à voir l'aliment tout liquide dont les cicadines se nourrissent, on peut de prime abord la juger inutile dans son rôle protecteur de l'épithélium intestinal.

Ce n'est pas seulement dans la région proventriculaire que l'on trouve des plis valvulaires bien marqués. La lumière de l'œsophage est accidentée jusque dans sa région supérieure par des replis transversaux saillants et rentrants, particulièrement développés chez *Ampleus mirabilis*, où ils commandent les deux rétrécissements signalés par GADD chez *Aphrophora spumaria*, l'un immédiatement après le pharynx, l'autre plus loin; entre les deux, la paroi est d'ailleurs encore affectée de plis transversaux moindres.

Ce luxe d'obstacles, cette ampleur et ces plissements de la paroi œsophagienne. la souplesse d'une assise épithéliale à revêtement cuticulaire léger, tout sera justifié par l'étude physiologique de la région antérieure du

médiintestin, qui commence immédiatement en arrière des festons proventiculaires.

Une des raisons aussi pour lesquelles nous avons insisté sur la valvule œsophagienne, c'est qu'elle marque, chez les *Cercopidæ* comme chez les autres insectes, la limite inférieure du prosentéron. Tout ce qui vient au-delà appartient donc au mésentéron. Nous verrons l'importance de cette constatation.

Médiintestin.

L'œsophage n'est pas dans l'axe de ce que DUFOUR, DOYÈRE, NASSONOW et GADD ont appelé la partie renflée de l'estomac et que nous désignons sous les noms de *région* ou *dilatation ventriculaire*. L'œsophage aborde ce tronçon du tube digestif par en-dessous et un peu sur la gauche. La FIG. 3_t montre mieux ce détail, pour lequel elle a été plus spécialement dessinée, que la FIG. d'ensemble 1_t. On y voit l'œsophage, *œs*, se prolonger en apparence par le segment conique, *sc*. Le système *œs*, *sc*, passe un peu à côté et au-dessous de la région renflée *p*, vers laquelle revient le médiintestin, après avoir décrit sa grande boucle.

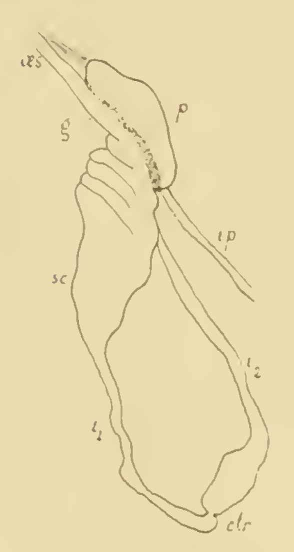


FIG. 3_t. — *Triecphora*, contour de la region proventriculaire de l'intestin. — Lettres comme FIG. 1_t

Les quatre tubes de Malpighi, que nous étudierons plus tard en détail, viennent compliquer encore le dispositif. Partis de la région rectale, ils remontent le long de l'intestin postérieur, qu'ils quittent aux abords de la paroi ventriculaire. Ils finissent par y pénétrer et y serpentent avant de rejoindre le médiintestin au-dessus de la valvule pylorique. Ainsi que GADD l'a fort bien vu et dessiné (02. fig. 9) et comme le montre la coupe transversale représentée par le schéma 6_t, les lacets médiintestinaux, *c*, et malpighiens, *m*, délaminent la paroi, de façon à écarter largement l'épithélium, *ep*, de l'assise musculo-trachéolaire externe, *r*, qui voile ainsi le complexe. Mais tandis que cette recouvrante, *r*, est assez tendue, l'épithélium se plie et replie autour des lacets, un peu à la façon du mésentère des vertébrés autour du tube digestif.

La cavité intestinale extrêmement tourmentée, que limite ainsi l'épithélium, et hors de laquelle il maintient les lacets, s'ouvre, nous l'avons vu, vers la face ventrale, par une boutonnière allongée sagittalement, sur la région *g*, FIG. 3*t*, qui relie l'œsophage, *œs*, au segment conique, *sc*, et que nous avons appelée *gouttière*.

Le sommet de la poche et la partie ventrale et antérieure du segment conique sont attachés et même attirés sur l'œsophage par deux muscles suspenseurs, FIG. 4*t*, *ms* et *m's*, bien caractérisés, et que la dissection respecte assez facilement.

De ces trois régions de la dilatation ventriculaire, poche, gouttière et segment conique, c'est la première dont l'étude nous retiendra le plus longtemps, à cause de sa complication et surtout de son importance.

Faisons d'abord quelques courtes remarques ou additions aux données histologiques de GADD sur le tractus direct (gouttière + segment conique).

Gouttière et segment conique.

Comme en témoigne suffisamment la FIG. 10, le contraste est très marqué entre les cellules longues, grenues et modérément colorables du proventricule, *v*, et celles de la région ventriculaire, *g*. Ces dernières sont très grosses et fortement colorées par l'hématoxyline ferrique. Elles sont binucléées comme celles du proventricule. Les noyaux sont, comme les cellules elles-mêmes, de forte taille et très chromophiles. Du côté ventral, dans la gouttière, l'épithélium forme des plis transversaux, *u*, qui, bien que plus courts, semblent renforcer ceux du proventricule. Partout la région nucléaire de ces cellules fait une saillie prononcée arrondie au sommet, parfois comme étranglée à la base, évidemment susceptible de s'affaisser dans l'extension considérable que peut prendre la région en question.

Dans l'ensemble, c'est l'aspect d'une couche sécrétrice et absorbante que présente l'épithélium de la gouttière et du segment conique. Dans la majorité des cellules on trouve au-dessus des noyaux, vers la lumière, une zone pâle, et souvent les coupes ont montré dans la cavité des gouttelettes coagulées.

De petites cellules, assez rares, intercalées aux grandes de distance en distance, peuvent être interprétées comme cellules de remplacement ; je les ai toujours vues isolées, et n'ai point rencontré de cryptes. Une bordure

en brosse bien caractérisée est difficile à mettre en évidence; il semble bien d'ailleurs qu'elle existe; en tout cas les cellules présentent parfois, vers la lumière, une sorte d'ourlet clair assez épais.

L'épithélium est appliqué intimement, avec sa basale, contre la couche musculeuse.

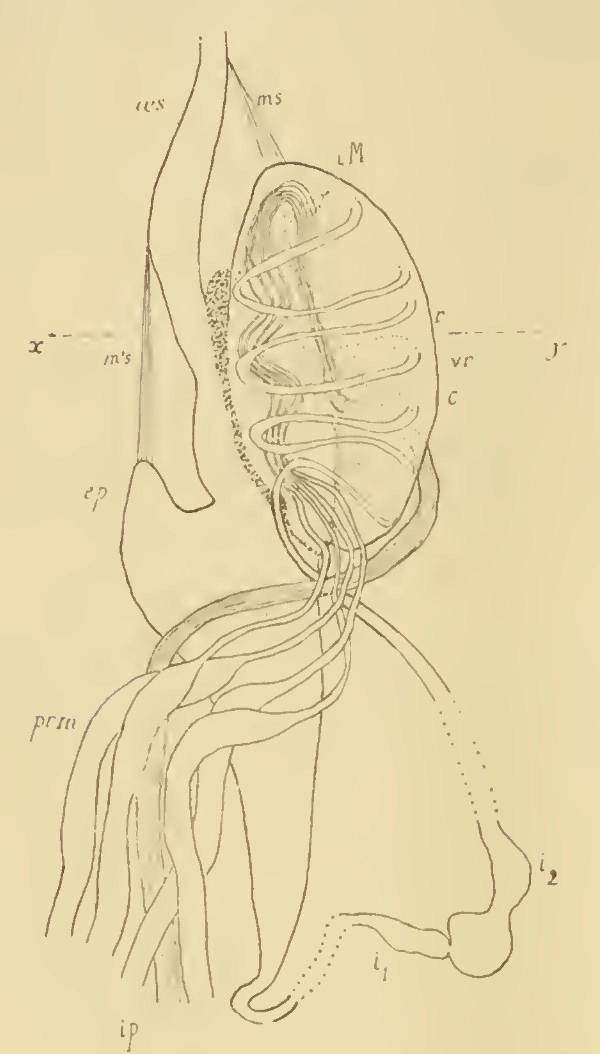


Fig. 4*t*. — Système digestif de *Cercopidæ*, schéma de reconstitution.

c, lacets médiintestinaux dans la poche; — i_1, i_2, les deux branches de la boucle médiintestinale; — *r*, recouvrante; — *ep*, éperon antérieur du segment conique; — *iM* faisceau entéro malpighien descendant; — *ip*, intestin postérieur; — *ms*, muscle suspenseur de la poche; — *m's*, muscle suspenseur du segment conique; — *œs*, œsophage; — *prm*, partie proximale des tubes de Malpighi; — *vr*, renflement correspondant à la valvule rectale; — la bande pointillée indique la *formation adipeuse*.

x, *y*, direction de la coupe FIG. 6*t*.

La Poche.

Nous avons donné déjà une idée générale de cette région très spéciale du tube digestif. Il nous reste à l'étudier en détail, en lisant les FIG. **4***t*, **6***t*, **9***t*.

Disposition générale. — La FIG. **4***t* est un schéma de reconstitution de toute la région antérieure du tube digestif. On y a indiqué, pour en faciliter la lecture, la boucle médiintestinale i_1 et i_2, l'intestin postérieur *ip*, et la partie libre proximale *prm* des tubes de Malpighi. Bien que le plan principal de symétrie de la poche ne soit pas celui de la gouttière et du segment conique, on a fait coïncider ces deux plans pour une clarté plus grande de la figure.

La branche de retour, i_2, de la boucle médiintestinale aborde la poche, avec les quatre tubes de Malpighi, vers son extrémité postérieure et à gauche. Chez *Ampleus mirabilis*, la partie antérieure en éperon, *ep*, du segment conique se reploie, par côté, vers le haut et vers

l'avant sous l'action de son ligament suspenseur, *ms*, et vient s'appliquer contre la paroi gauche de la poche, formant ainsi un pli où se cachent les points distincts de pénétration des cinq vaisseaux. Plus ou moins net, on retrouve le même dispositif chez les autres espèces.

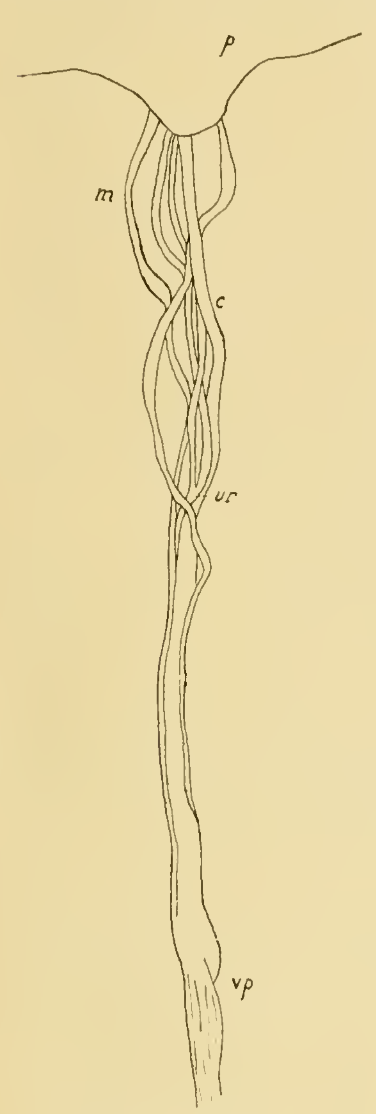


Fig. 5*t*. — *Aphrophora salicis*, débouchés des tubes de Malpighi, *m*, amenés par étirement hors de la poche. *p. c*, mediintestin; — *ur*, uretère; — *vp*, bourrelet de la valvule pylorique.

Les points de pénétration sont placés au voisinage d'une curieuse formation de la paroi de la poche. Il s'agit d'une cravate adipeuse qui, partant de la selle formée par l'œsophage, *œs*, et la partie antérieure de la poche qui le surplombe, court en deux bandes, à gauche et à droite, à la base de la poche, marquant ainsi sa limite d'avec le reste de la dilatation ventriculaire. Plus épaisse entre l'œsophage et la poche, elle s'atténue vers l'arrière, où elle ferme son cercle au-dessus du segment conique.

Ce cordon adipeux passe donc au point de pénétration du médiintestin i_2. Une fois entré, celui-ci se relève pour contourner la poche par le haut, en dessinant le premier des arceaux, *c*, puis, après un rebroussement près de l'autre bande adipeuse, un second arceau, et ainsi de suite.

On met assez facilement en évidence ce dispositif en tirant simplement sur le tronçon i_2. On voit le tube se dévider sur une grande longueur en appuyant alternativement sur les lèvres gauche et droite de la déchirure, et en frôlant celle du haut. Des préparations *in toto* montées au baume ne sont pas moins démonstratives; par transparence, on y découvre très bien les lacets. On peut d'ailleurs les mettre à nu par dilacération de la recouvrante. Il est à peine nécessaire de dire que les arceaux ne sont point exactement parallèles entre eux ni perpendiculaires au plan sagittal de la poche.

Tout en décrivant ses courbes, l'intestin moyen monte au sommet de

la poche; il en redescend en ligne assez directe, d'abord à gauche, puis en s'inclinant vers la droite. Arrivé de ce côté, vers l'arrière de la formation, et sensiblement dans le prolongement de l'œsophage, qui en réalité est oblique sur la poche, FIG. 3_l, un peu plus haut enfin que la rentrée de la boucle médiintestinale i_2, mais comme elle au voisinage de la bande adipeuse, le tube de descente se renfle pour recevoir les tubes de Malpighi (voir Note complémentaire II), et traverse la paroi musculaire *r* : c'est l'intestin grêle qui sort. Les deux FIG. en série **2** et **11** sont assez démonstratives sur ce point. La première montre la confluence de la lumière de l'un des trois tubes de Malpighi, *m*, avec celle de l'intestin, *c* ; la formation adipeuse, *ad*, à ce niveau, est encore au-delà de l'intestin sortant, par rapport à la poche, *p*. Dans la coupe FIG. **11**, reproduite 100 à 120 µ plus bas, à hauteur de la valvule pylorique, *vp*, l'intestin grêle naissant est en dehors de la formation adipeuse, donc hors de la poche. On peut aussi par la dissection mettre en évidence le débouché des tubes rénaux au voisinage de la paroi de la poche, et le renflement de la région terminale du médiintestin où ils aboutissent; il suffit pour cela de solliciter l'intestin grêle avec les pinces : on amène *aussitôt* dehors le bourrelet intestinal, FIG. 5_l, *vp*, avec les extrémités proximales des tubes de Malpighi, *m*. On constate que ceux-ci ne débouchent pas au même niveau, ce que confirme d'ailleurs la FIG. **2**, mais à des hauteurs un peu différentes.

Les tubes de Malpighi dont nous venons de voir l'aboutissement et dont nous avons vu la pénétration dans la poche, FIG. 4_l, *prm*, près de celle du médiintestin, zigzaguent, eux aussi, longuement dans la paroi de la poche, mais plus ventralement. Comme le médiintestin, ils montent jusqu'au sommet de la poche, où ils s'accolent à l'intestin pour redescendre avec lui en un faisceau bien individualisé, *iM*, jusqu'à leur débouché près de la paroi. Ce sont eux surtout qui compliquent la poche. Le médiintestin, à lui seul, dessine simplement l'arcature d'une voûte dont la recouvrante, *r*, ferait les voussoirs; l'épithélium s'attacherait aux nervures comme une tenture plus ou moins flottante; les pieds de cette voûte poseraient, à la hauteur des bandes adipeuses, sur les bords de la gouttière.

La FIG. 6_l confirme la disposition annoncée par la FIG. 4_l. Celle-là est une coupe transversale schématisée, menée sensiblement suivant la trace *x y* de la FIG. 4_l, et vue par sa face antérieure. A droite, la gouttière, *g*; l'épithélium, *ep*, y est accolé à la couche musculeuse. De part et d'autre de la gouttière, on voit les grandes cellules adipeuses, *ad*,

qui présentent souvent un aspect autre que les formations graisseuses ordinaires. Si l'on s'attache à suivre, dans la figure, la membrane épithéliale, on la voit contourner le massif adipeux du bas, se maintenir ensuite à distance de la recouvrante, *r*, envelopper un tube, *c*, décrire plus loin une grande boucle, passer devant un second tube, *c'*, puis se diriger vers



Fig. 6*t*. - *Triecphora*, larve, coupe schématique transversale de la poche et de la gouttière, *g*, suivant *x y* de la fig. 4*t*; elle correspond à la fig. 1.
c, *c'*, *c''*, sections transversales du médiintestin; — *i*, médiintestin descendant au rectum; — *m*, section d'un tube de Malpighi; — *m'*, tubes de Malpighi peu avant leur jonction avant le médiintestin; — *r*, recouvrante; — *ad*, cellules adipeuses; — — *ep*, épithélium doublé de la couche musculeuse intestinale.
x y, direction de la coupe fig. 9*t*.

la droite en dessinant des sinus successifs jusqu'aux cellules adipeuses du haut, là, rebrousser chemin, contourner, en y poussant des plis, un massif de tubes, *m*, coupés plus ou moins obliquement, et venir former à droite le bord supérieur de la gouttière, *g*.

Les sections *c*, *c'*, *c''* ne sont pas autre chose que des coupes obliques, dont deux presque transversales, des arceaux médiintestinaux. Les autres, plus au centre de la figure, et marquées *m*, doivent être rapportées, du moins pour la plupart, aux tubes de Malpighi. Dans l'angle compris, en haut de la coupe, vers la droite, entre la formation adipeuse et l'épithélium de la gouttière, le groupe composé des quatre tubes marqués *i* et *m'* est particulièrement intéressant. C'est la coupe transversale du faisceau formé par le médiintestin, *i*, et les tubes excréteurs, *m'*, dans leur descente vers la

sortie de l'intestin hors de la poche, FIG. 4_t, *iM*. NASSONOW (98), chez *Cicada*, et GADD (02), chez *Aphrophora spumaria*, ont remarqué ce groupe. Ils ont aussi expliqué la particularité, qui aura déjà frappé le lecteur dans les FIG. 5_t et 6_t, de la disparition d'un des quatre tubes urinaires, par la fusion de deux de ces tubes en un uretère commun. Les auteurs russes ne nous ont pas communiqué les observations et les arguments sur lesquels ils basent cette interprétation. Mais outre qu'elle est assez obvie, nous verrons que le fait est fréquent chez les cicadines étrangères à la famille des *Cercopidæ*. La dissection par étirement de l'intestin postérieur, FIG. 5_t, montre nettement les quatre tubes de Malpighi encore distincts assez près de leur débouché ; le confluent de deux d'entre eux doit avoir lieu vers le sommet de la poche, immédiatement avant leur descente dans le faisceau *iM*, FIG. 4_t.

La FIG. 6_t fait voir la complication qui résulte du fait de l'introduction des vaisseaux urinaires, *m*. Ils ont, pour ainsi dire, pratiqué un refoulement de l'épithélium, à partir du faisceau entéro-malpighien, *i* et *m'*, vers la gauche de la coupe et vers le sommet de la poche. Le bourrelet ainsi formé, chez les individus injectés d'indigo-carmin, se dessine en une trainée bleue, bien nette par transparence, jusqu'au sommet de la poche, FIG. 7_t. La dissection de la poche confirme ces données, de même que l'examen par transparence des préparations *in toto*.



FIG. 7_t. — *Ptyelus spumarius* ; la poche, après injection d'indigo-carmin dans la cavité générale, montre par transparence le parcours des tubes malpighiens.

En sorte que le schéma primitif du complexe pourrait être conçu de façon assez simple : la gouttière, *g*, FIG. 8_t, émettrait dorsalement un diverticule en cul-de-sac, *p* ; la paroi de ce diverticule serait délaminée pour loger, entre l'épithélium *ep* et la membrane musculaire *r*, à gauche les zigzags du médiintestin *c*, à droite ceux des tubes de Malpighi *m*. Il suffit de ramener, par raccourcissement de la musculeuse de droite, le sommet du cul-de-sac, *S*, au bord droit de la gouttière, pour obtenir l'état réel que représente la FIG. 6_t. Le point *S*, après comme avant le rabattement, est tout indiqué pour la réunion en un faisceau descendant des extrémités médiintestinale et malpighiennes.

Avant de passer à l'histologie, un coup d'œil jeté sur la FIG. 9*t* sera utile pour compléter l'étude anatomique. C'est un schéma coordonné à celui de la FIG. 6*t*, comme l'indique la trace commune *x y*. Les différentes parties en ont été esquissées à la chambre claire sur deux coupes peu espacées d'une même série. Le résultat est une coupe oblique, presque sagittale dans sa région antérieure, de la poche; aussi n'a-t-elle point intéressé le segment conique, dont le plan principal de symétrie est différent. La gouttière, *g*, non plus n'est pas représentée en entier, soit parce que la coupe n'est pas tout à fait sagittale, par rapport à la poche, soit parce que la gouttière ne reste pas elle-même dans le plan sagittal de la poche; on n'en voit que la région antérieure, où la membrane musculeuse, *musc*, est accolée à l'épithélium *ep* [1].

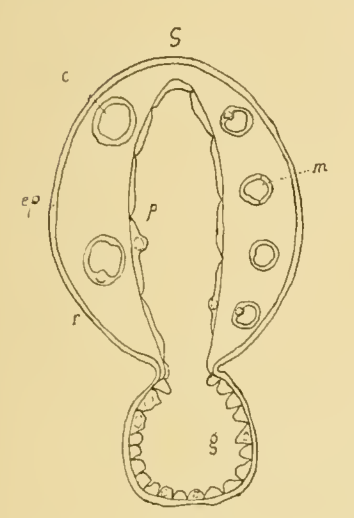


FIG. 8*t*. — Schéma destiné à montrer le caractère diverticulaire de la poche.
ep, épithélium de la poche séparé de la recouvrante musculaire, *r*, d'un côté par les lacets médiintestinaux, *c*, de l'autre par les lacets malpighiens, *m*; — *S*, sommet de la poche; — *g*, gouttière; — *p*, poche.

L'épithélium valvulaire du proventricule, *pr*, se prolonge, à gauche, c'est-à-dire du côté ventral et sur le fond de la gouttière, par l'épithélium caractéristique de cette région, d'abord plissé en avant, puis disposé en une strate unie. Bientôt, cet épithélium se détache de l'assise musculeuse qui va devenir la recouvrante, *r*. On voit alors la cavité intra-pariétale se dessiner et l'épithélium suivre, à une certaine distance de la recouvrante, *r*, un itinéraire de même genre que dans la coupe transversale 6*t*. Dans la région dorsale, s'alignent régulièrement les coupes transversales des arceaux médiintestinaux, *c*. Au centre, c'est toujours l'ensemble des tubes rénaux, *m*. Par dessus le tout, s'étend la recouvrante, *r*, qui rejoint l'œsophage, *œs*, par la formation adipeuse, *ad*. Dans certaines coupes tangentielles de la série qui a fourni ce dessin, on peut remarquer un groupe de deux ou trois sections longitudinales sillonnant la poche sur une grande partie de sa longueur; ce sont les coupes des tubes du faisceau intestino-malpighien descendant. Sur le dessin on ne voit que l'aboutissement de ce faisceau, c'est à dire la sortie de l'in-

[1] L'esquisse du proventricule, *pr*, avec sa valvule, a été prise sur la même coupe que le dessin fini de la FIG. 10; seulement la préparation a été renversée.

testin grêle, *ip*, précédée de la valvule pylorique dont les replis sont parfaitement nets. Cette coupe de l'intestin terminal n'a reçu qu'une orien-



FIG. 9*t* — Coupe schématique sensiblement sagittale dans la poche et la gouttière des *Cercopidæ*.

i_3, tronçon distal du mediintestin; — *em*, entrée d'un tube de Malpighi; — *fm*, fibres musculaires longitudinales de l'œsophage; — *ip*, intestin grêle; — *musc*, couche musculeuse intestinale; — *œs*, œsophage; — *pr*, proventricule; — *vp*, valvule proventriculaire; — les autres lettres, comme FIG. 6*t*.

x y, direction de la coupe FIG. 6*t*.

tation quelconque; mais il semble, d'après ce schéma à contours réels, qu'il fasse un coude brusque en sortant de la poche. A peu près à la même hauteur, de l'autre côté de la figure, la branche de retour de l'anse, i_2, entre déjà dans la paroi; la pénétration d'un tube rénal, *em*, complète l'aspect d'ensemble de cette coupe longitudinale oblique.

On pourrait construire ici, dans un plan perpendiculaire à celui de la FIG. **8**$_t$, un autre schéma tout semblable à cette FIG. **8**$_t$; on comprend dès lors que le point *S* n'appartient pas seulement à une crête allongée sagittalement, mais qu'il est le sommet d'un diverticule typiquement conique, comprimé latéralement. Il suffit de rabattre ce sommet vers l'avant et à gauche du proventricule, là où commence le médiintestin, pour obtenir le refoulement des tubes de Malpighi au centre de la poche et la mise en arceaux des lacets du médiintestin. Le schéma **8**$_t$, ainsi justifié, nous servira pour l'étude comparée des *Fulgoridæ*.

On comprend de reste qu'il était difficile de séparer, en cette partie du travail, l'étude anatomique des tubes rénaux de celle du médiintestin. Nous avons affaire à un véritable appareil bien individualisé, dont nous verrons le rôle important, et où les tubes rénaux entrent comme partie intégrante. Nous continuerons, dans l'étude histologique, de considérer la poche au complet, avec la partie proximale des tubes de Malpighi qu'elle renferme, et nous ne renverrons à un chapitre ultérieur que la partie libre distale de ces organes; cette dernière partie est d'ailleurs assez importante, on le verra, pour mériter une attention particulière.

HISTOLOGIE DE LA POCHE. Le schéma **6**$_t$ n'est qu'une simplification de la FIG. **1**. Celui-là facilitera donc la lecture de celle-ci. C'est naturellement la FIG. réelle **1** qui servira de base à notre rapide description histologique.

Épithéliums. — Ce qui frappe tout d'abord, c'est le contraste entre l'épithélium, *ep*, de la gouttière, *g*, et celui de la poche, contraste bien plus remarquable encore dans l'aspect des cellules que dans l'allure générale. GADD l'a suffisamment souligné pour que nous passions rapidement. Les cellules de l'assise épithéliale sinueuse de la poche sont fort plates et fort grandes; il est extrêmement difficile de découvrir, dans les coupes, une cloison intercellulaire, et les noyaux sont très espacés. Ces noyaux assez gros, déterminent une saillie dans la cavité intestinale de la poche.

Si l'on compare maintenant cet épithélium à celui des lacets malpi-

ghiens, *m*, et intestinaux, *c*, *c'*, *c''*, on ne pourra manquer de constater, dans tout le complexe, une grande uniformisation des parois épithéliales par amincissement extrême, aboutissant à la constitution d'une membrane très adaptée à la filtration physiologique.

Outre la basale des cellules épithéliales, les tubes contenus dans la poche sont-ils entourés, sur tout leur trajet, d'une couche musculeuse et trachéolaire? C'est possible et même probable; mais il est assez difficile de mettre cette couche en évidence, du moins au milieu du complexe et loin des points de pénétration ou de sortie des différents vaisseaux. En tout cas, le faisceau entéro-malpighien qui descend au rectum, est entouré d'une membrane musculaire commune, *n*, FIG. 2. Ce dessin reproduit, on s'en souvient, une coupe pratiquée près de la sortie du rectum. Dans quelques préparations, l'épithélium se montre doublé d'une membrane fort nette. Peut-être ces sections ont-elles intéressé des régions du médiintestin voisines de son entrée dans la poche ou de sa descente à l'intestin grêle.

Pour en finir avec l'intérieur de la poche, il est utile de remarquer le jeu que permettent à tout l'appareil et à ses éléments l'ampleur de l'épithélium, la largeur des cellules, la minceur des membranes. On voit aussi combien les replis de l'épithélium ventriculaire et la longueur des lacets des tubes qu'ils enveloppent augmentent les surfaces. L'épithélium de la poche, si on l'étalait, ferait un diverticule sacciforme assez considérable. Cela est surtout vrai pour *Ampleus*, chez lequel cette membrane dessine, sur les coupes transversales, des festons qui envahissent la lumière de la poche et même de la gouttière. D'autre part, la recouvrante, chez cette espèce, prend aussi une ampleur exceptionnelle, en rapport sans doute avec celle de l'assise épithéliale.

Recouvrante. Cette membrane, de nature musculo-trachéolaire, se montre naturellement, par suite des arrachements, fort déchiquetée, et dans les dissections, et dans les coupes pratiquées sur des organes disséqués. Le procédé le plus commode pour l'étudier est d'en étaler des lambeaux, ce qui se fait très facilement chez les plus grosses espèces. A frais, sur un fond à noyaux ronds sillonné de tubes trachéens, on découvre des faisceaux à noyaux allongés. Les noyaux, à cause de leur taille, déterminent une proéminence vers l'extérieur.

Il convient d'insister sur les rapports de la recouvrante avec la cravate adipeuse. La FIG. 9_l peut en donner une idée. On y voit les fibres muscu-

laires longitudinales, *fm*, de la paroi œsophagienne venir, vers le bas, se perdre dans le coussinet, *ad*, que forme la cravate entre l'œsophage, *œs*, et l'éperon antérieur de la poche. En pleine formation adipeuse, on n'en aperçoit plus, ni dedans, ni sur les bords; et plus loin de l'œsophage, vers la poche, le tissu musculaire reparaît pour constituer la recouvrante, *r*. Les FIG. 6_t et 1 confirment bien ce fait que les cellules adipeuses forment comme une reprise qui recoud la recouvrante musculeuse séparée de l'épithélium à la tunique musculaire banale de la gouttière et du segment conique.

Si parfois la formation adipeuse est doublée d'éléments musculaires, c'est vers l'extérieur aussi bien qu'à l'intérieur; ces cellules graisseuses appartiennent donc à la tunique même du tube digestif.

La FIG. 5 représente une coupe pratiquée, ainsi que l'indique le repli *vp* de la valvule pylorique, au niveau de la sortie de l'intestin postérieur et donc dans la partie postérieure de la poche. Elle montre bien la position que prend la formation adipeuse entre l'intestin grêle et la poche, en suppléant toujours le tissu musculaire de la recouvrante.

La poche est ici on ne peut plus simplifiée, on pourrait dire schématisée : en haut, deux coupes du médiintestin, *c*; au centre, les tubes de Malpighi, *m*. Ces vaisseaux viennent de pénétrer entre l'épithélium et la recouvrante; les tubes de Malpighi se sont éloignés, l'un après l'autre et assez brusquement, du médiintestin pour venir se loger dans le sinus épithélial, *ep*, sinus dont nous avons vu le développement dans la description de la poche au maximum de complication [1].

---

[1] BERLESE (09) écrit dans son magnifique Traité d'Entomologie *Gli Insetti* : « Gli Omotteri e specialmente i più bassi Fitoftiri mostrano una ben singolare disposizione. Questa consiste nel fatto che il retto tende ad abbraciare colla sua parte anteriore un' ansa che fa il prointestino nel punto ove questo si continua col mesenteron. » Et le savant auteur explique alors deux schémas, fig. 911. Dans le premier, on voit en effet le rectum *R* venir embrasser une anse *a*, faite par la région intermédiaire entre l'œsophage *E* et le médiintestin *I*. Celui-ci est en communication anatomique avec le rectum par le tube grêle *c*.

Dans le second schéma, les choses se compliquent encore : le médiintestin n'est plus en communication avec le rectum : mais son extrémité aveugle, enveloppée dans l'extrémité antérieure du rectum, enveloppe elle-même l'anse.

Il est absolument impossible, au point de vue anatomique, d'assimiler à aucun degré, à ces formations des *Coccidæ*, la poche des homoptères supérieurs dans laquelle l'œsophage ni le rectum ne sont absolument pas engagés. Je ne puis donc souscrire aux expressions que je souligne dans la phrase suivante : « Ad una di queste disposizioni possono essere ricondotti, anche Afidi, Psillidi, *nonchè Omotteri più alti.* »

Boucle médiintestinale.

Il nous reste à étudier du médiintestin la partie qui, prolongeant le segment conique, décrit dans le corps un trajet sinueux et revient finalement à la paroi de la poche, la boucle médiintestinale.

La FIG. 3, faite sur une coupe de larve jeune d'*Aphrophora salicis*, montre suffisamment la disposition des éléments. L'assise musculeuse, loin d'étrangler complètement le tube pour former, avec les ramifications trachéolaires, le tissu conjonctif dont parle GADD (02, p. 88), se continue, avec la basale, de la partie aller de la boucle i_1 à la partie retour i_2. De plus, les cellules *a*, par leur taille plus petite, aussi bien que par leur protoplasme granuleux, très abondant et fort colorable, se présentent comme des cellules de transition entre les deux régions de la boucle. La FIG. 13, dessinée d'après un adulte d'*Aphrophora alni*, ne fait, à part les proportions, que confirmer ce que nous venons de dire. Il y a bien ici une impression profonde (en bas de la FIG., *e*) de la couche musculaire dans la paroi épithéliale du tube, mais cette impression, à l'intérieur, dessine simplement dans le lumen une crête couronnée et garnie des cellules de transition, *a*, sans interruption aucune de l'épithélium. Des coupes de *Ptyelus spumarius* et de *Triecphora vulnerata* répètent ces données. Le fait semble donc général chez les *Cercopidæ*.

Ce point important bien établi, je ne puis que confirmer, en les complétant pourtant et en les étendant à tous les *Cercopidæ* étudiés ici, les données de GADD sur la morphologie et l'histologie des deux tronçons de la boucle.

Le passage du segment conique à la boucle, vu de l'extérieur, est assez brusque, un peu comme de la partie évasée d'un entonnoir au tube qui le prolonge. Il n'y a aucune valvule au point de passage, comme DOYÈRE (39) semble le suggérer par le terme de pylore qu'il emploie (op. cit., fig. 3, légende). Le calibre de la boucle va en augmentant modérément et progressivement jusqu'à l'étranglement. Au-delà, il prend soudain un diamètre qui va parfois jusqu'au double et au triple de celui qu'il avait immédiatement avant l'étranglement, pour diminuer ensuite de plus en plus jusqu'à une certaine distance de la poche où il acquiert la grosseur des lacets cachés sous la recouvrante.

Les deux tronçons séparés par l'étranglement ne sont pas en contraste seulement par leurs diamètres à leur voisinage réciproque immédiat : le pre-

mier, l'aller de la boucle, est clair par transparence et gris par réflexion; l'autre, le retour, est opaque, et blanc de lait, ou jaunâtre, ou brun, suivant les stades auxquels on considère l'insecte. Les deux premières teintes dominent chez les larves; les adultes montrent une coloration brune souvent très marquée, surtout à l'arrière-saison. Ces colorations vont d'ailleurs en s'accentuant vers l'étranglement; là est la différence la plus heurtée.

Sur l'aller de la boucle, FIG. 13, i_1, GADD (02) nous apprend que son épithélium est composé chez les larves de cellules étroites, allongées, digitées, encombrant la lumière de leurs prolongements. Aussi les coupes longitudinales intéressent-elles toujours un nombre assez considérable de leurs branches. On peut ajouter que cet état est plus accentué chez les adultes que chez les larves, surtout que chez les larves jeunes, FIG. 3 et 13. D'ailleurs l'aspect change suivant que le tube a été laissé dans son état normal ou a été plus ou moins étiré dans les dissections; dans le dernier cas, les cellules s'épatent par leur base, comme dans la FIG. 3. Enfin, comme l'a bien vu GADD, les cellules et leurs expansions sont revêtues d'une sorte d'intima, « von intima-ähnlichen hellen Saum » (op. cit., p. 93). C'est une bordure d'aspect chitineux assez épaisse, réfringente à frais, se colorant très fortement par la vésuvine. L'absence de stries normales à la surface des cellules n'invite pas à la prendre pour une bordure en brosse à éléments distincts; elle semble, au contraire, très homogène [1].

Le passage de l'épithélium du segment conique à celui de la boucle se fait progressivement. Un extrême amincissement des cellules épithéliales à leur base, très fréquent au fond du segment conique, annonce déjà le profil qu'elles auront dans la première branche de la boucle.

De l'autre côté de l'étranglement, on trouve des cellules bien larges, FIG. 3 et 13, i_1, avec de gros noyaux (toujours deux par cellule). Ces noyaux se colorent intensément. Quant au reste de la cellule, son affinité apparente pour les colorants dépend de l'état physiologique. C'est que ces cellules, du moins chez la larve, se présentent, à frais, comme plus ou moins bourrées de granules, dont nous étudierons la nature au chapitre suivant. Ce sont eux qui donnent à ce tronçon du médiintestin son opacité et sa couleur

(1) Il ne faut pas perdre de vue que certaines techniques rendent parfois indistincts les filaments des bordures en brosse; l'ensemble prend alors l'aspect d'un ourlet continu (VENEZIANI, 04, p. 179).

blanchâtre. Dans les coupes minces, ils sont d'un jaune doré et très réfringents, du moins près de l'étranglement ; c'est le jaune qui domine donc en ce point, surtout si l'on a différencié par la vésuvine, et l'action de l'hématoxyline n'apparait guère à première vue. Cependant, les trabécules protoplasmiques qui enserrent ces granules se colorent fortement, comme il est facile de le voir dans les coupes dont les cellules ont été vidées par les réactifs (ce qui est fréquent au voisinage de l'étranglement). En allant vers la poche, les granules, tout en restant d'abord aussi abondants, se laissent eux-mêmes facilement colorer par l'hématoxyline. C'est donc alors le bleu qui domine ; de plus, les réactifs respectent davantage le contenu cellulaire, qui parait distribué de façon plus homogène.

Mais en se rapprochant tout à fait de la poche, les cellules diminuent en grosseur jusqu'à une taille moyenne, et leur spécialisation s'atténue jusqu'à disparition des granules. La colorabilité du protoplasme en devient plus grande.

Signalons enfin, avec Gadd, la bordure claire des cellules sur la lumière du tube ; je note que cette bordure, assez mince, ne prend pas la vésuvine, à l'inverse de ce qui se passe dans l'autre partie de la boucle. Enfin, on trouve dans ce tronçon de retour à la poche, entre les grosses cellules, de petits éléments, à protoplasme bien homogène, qui doivent servir à remplacer les cellules vieillies et usées (op. cit , p. 93) [1].

Nous ne reviendrons plus sur les lacets qui prolongent le retour de la boucle sous la recouvrante ni sur leur passage à l'intestin terminal.

Une remarque, avant d'aborder l'étude de cette dernière région du tractus intestinal. De l'étude de la poche et de la boucle médiintestinales, nous pouvons conclure qu'au lieu d'assimiler la boucle à un système de deux cæcums aboutés et dépendant de l'estomac, comparables, au point de vue anatomique, à ceux des acarines ou à celui des coccides, c'est bien plutôt la cavité circonscrite par l'épithélium de la poche et ouverte sur la gouttière, au-dessous de la valvule proventriculaire, et donc sur la partie antérieure du médiintestin, qu'il faut assimiler aux diverticules en question. Nous parlerons plus loin, au point de vue physiologique, de ces régions du médiintestin.

(1) Cette branche de la boucle médiintestinale, dans sa partie la plus chargée de corpuscules, se laisse facilement discerner dans le corps de l'animal, après action d'un liquide éclaircissant, et Gadd a pu constater ainsi la position transversale constante de cette partie. J'ajouterai que l'étranglement est placé régulièrement à la gauche de l'insecte.

Intestin postérieur.

Le dernier segment du tractus intestinal, partant de la paroi de la poche, se dirige vers l'anus, en décrivant quelques sinuosités. Il garde sur tout ce trajet à peu près le même calibre. Nous verrons plus loin ses connexions avec les tubes de Malpighi.

Les cellules épithéliales, FIG. 4, assez grandes, sont garnies, sur la surface libre, d'une cuticule, *cut*, assez épaisse. Mais ce n'est pas cette cuticule qui donne à la lumière sa forme étoilée et rétrécie, comme le dit GADD (op. cit., p. 93); c'est bien plutôt la forme des cellules mêmes qui rappelle, suivant l'expression du même auteur, celle d'un coussin. On reconnaît, à cet aspect caractéristique, et du premier coup d'œil, les sections de l'intestin postérieur.

Pour terminer ces remarques sur le dernier tronçon du tractus intestinal, je signalerai la présence de structures spéciales que l'on rencontre souvent dans la zone périphérique des cellules, *zp*, à l'intérieur de la membrane, dans la partie bombée et tournée vers l'axe du tube. Il s'agit, semble-t-il, de différenciations cytoplasmiques qui se colorent fortement. Ces structures se présentent parfois comme des bâtons noueux, plus ou moins droits, mais bien dirigés, dans l'ensemble, normalement à la paroi cellulaire. MAC DUNNOUGH parle d'une structure analogue du protoplasme dans les cellules de l'intestin grêle de *Chrysopa perla* : « zeichnen sich die Zellen der Falten selber (les plis de l'intestin grêle) durch eine sehr deutlich gestreifte Zone unterhalb der Chitinschicht aus. » Et il poursuit : « Dieses Verhalten erinnert lebhaft an den Stäbchensaum des Mitteldarms und wird sogar von VAN GEHUCHTEN (38) ([1]), als solcher (plateau) aufgefasst. Ausser diesem Forscher hat DEEGENER (7) ([2]), etwas ähnliches in dem Sphincterabschnitt des Enddarms von *Malacosoma castrensis* beobachtet; es scheint also eine weit verbreitete Erscheinung unter den Insekten zu sein » (op. cit., p. 338, 339).

Dans les dissections, le *rectum* se montre en général peu dilaté. Il est loin d'avoir cette ampleur qu'il possède dans certaines autres familles d'ho-

([1]) *Recherches histologiques sur l'appareil digestif de la larve de Ptychoptera;* La Cellule, t. VI, 1890.

([2]) *Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten.* Teil II. Malacosoma; Zool. Jahrbücher, XXVI, 1908, Abt. für Anat.

moptères supérieurs. Néanmoins ses plissements longitudinaux, très nets sur les coupes transversales, témoignent d'une dilatabilité assez grande. La FIG. 19, qui représente une coupe transversale à hauteur du passage de l'intestin grêle *ig* au rectum *r* non encore très caractérisé, peut en donner une idée. Cette même figure montre deux détails anatomiques intéressants : l'intestin grêle, à son extrémité, fait un zigzag avant de passer au rectum; il est à ce niveau enfermé, avec les tubes de Malpighi, *m*, dans une enveloppe commune musculo-trachéolaire, *mt*.

CHAPITRE II.

TUBES DE MALPIGHI CHEZ LES CERCOPIDÆ.

Nous avons déjà étudié, à propos de la poche ventriculaire, la partie proximale des tubes de Malpighi qui s'y trouve cachée sous forme de lacets, ainsi que leur jonction avec le tube digestif près de sa sortie hors de la poche et près de son passage à l'intestin postérieur.

Dufour (25), qui les tenait, comme on sait, pour hépatiques, avait vu quatre tubes rénaux chez *Cicada*, sans avoir bien précisé, si même il en avait soupçonné le mode, le point de leur débouché dans l'intestin. Il croyait sans doute qu'ils se « dégorgeaient » dans le ventricule chylifique.

Doyère (39), dans la même note où il rectifiait les données de Dufour sur l'itinéraire du médiintestin dans la poche, se trompait lui-même à propos des tubes urinaires. Lui non plus ne trouva point leur débouché dans l'intestin, et il crut que des quatre tubes de Malpighi qui zigzagaient sous la recouvrante, deux étaient l'aller et deux le retour de deux tubes seulement : ces tubes, d'après lui, entraient sous la recouvrante pour en ressortir, comme l'intestin, mais, à la différence d'avec le même intestin, après avoir rebroussé chemin exactement jusqu'à leur point d'entrée. Doyère n'avait sous la main qu'un matériel conservé dans l'alcool, ce qui explique suffisamment sa méprise.

Aussi Dufour (39), qui accueillit de bonne grâce et admit les rectifications de Doyère sur les lacets intestinaux, maintint-il sa première position en ce qui touche le nombre de malpighiens, et avec raison. Il affirma de nouveau qu'il y avait quatre « tubes hépatiques », mais toujours sans dire où ils joignent le tube digestif.

Il n'y a pas à insister sur cette question.

Nous nous contenterons d'étudier, dans ce chapitre, les parties visibles des tubes de Malpighi, en deux paragraphes distincts, d'ailleurs fort inégaux, d'abord chez les larves, puis, par comparaison, chez les adultes; les modifications importantes que nous remarquerons chez ces derniers justifieront cette manière de procéder.

Tubes de Malpighi chez les larves de Cercopidæ.

Anatomie macroscopique.

Si nous remontons les tubes de Malpighi vers leurs extrémités distales, nous les voyons, après être sortis de la poche, se rapprocher de l'intestin postérieur, puis se relever et se diriger en avant jusqu'à hauteur du sommet de la poche; ils reviennent enfin à l'intestin postérieur qu'ils accompagnent, non sans décrire des courbes plus amples que les siennes, jusqu'au commencement du rectum, et se terminent enfermés avec le tube digestif dans l'enveloppe musculo-trachéolaire, *mt*, dont il a été question plus haut, FIG. 19.

Les tubes urinaires des *Cercopidæ* que j'ai disséqués se terminent en ampoules assez dilatées, *am*, FIG. 10_t; GADD (02) l'a remarqué chez *Aphrophora spumaria* (= *Ptyelus spumarius*) [1]. Ils sont d'ailleurs absolument libres entre eux et aussi par rapport à la paroi même du rectum, *r*, au sommet duquel ils viennent appuyer leurs extrémités renflées. Quant à l'enveloppe musculo-trachéolaire, FIG. 19, *mt*, elle ne dépend pas, au moins directement, de la paroi du rectum, qui a sa tunique musculeuse propre, *mr*. Cette enveloppe ne rend donc pas les ampoules terminales malpighiennes, *am*, solidaires du tube digestif, comme il arrive dans un mode puissant et intime d'union que nous rencontrerons chez d'autres homoptères supérieurs.

Le trajet des tubes urinaires est simple en somme; mais la manière d'être des parois varie considérablement aux divers niveaux.

On peut distinguer, comme GADD l'a fait pour *Aphrophora spumaria*, trois régions différentes dans les tubes de Malpighi. 1° Vient d'abord la

---

(1) Il y a pourtant des exceptions, comme en témoigne la FIG. 40.

région des lacets cachés dans la poche; cette région se prolonge notablement au-dehors, sous forme de tubes lisses et grêles, FIG. **10*t***, *ml*, qui décrivent une S pour rejoindre l'intestin postérieur. 2° Bientôt, et subitement, les quatre tubes prennent un calibre considérable, *mg*; ils restent lisses, mais deviennent blanc mat et opaques; c'est sous cet aspect qu'ils se relèvent jusqu'au sommet de la poche. 3° Là, nouveau changement d'aspect, au point de rebroussement vers l'arrière; ils prennent une des formes qu'ils ont très ordinairement, *mr* : les cellules, rondes et saillantes, donnent au tube l'aspect bosselé et variqueux bien connu, presque en chapelet.

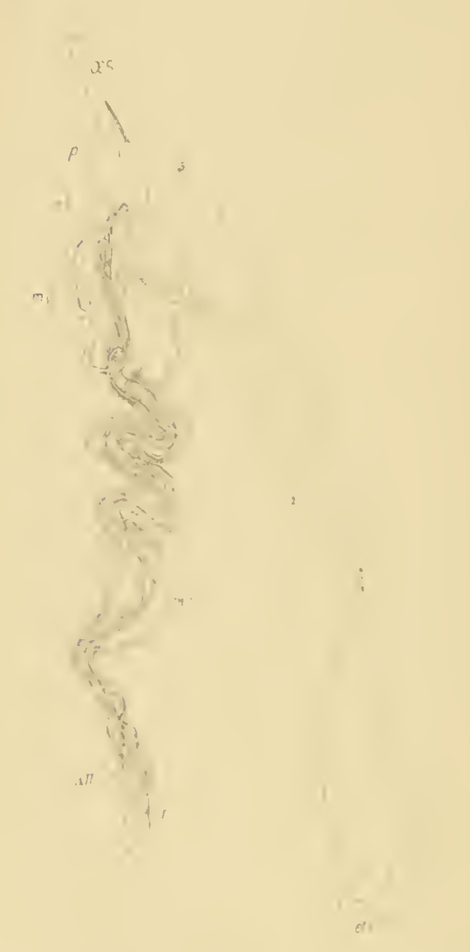


FIG **10*t*** — *Aphrophora salicis*, larve à terme, tube digestif et tubes de Malpighi *in toto*. — Gr. : 7.
r, rectum. — *am*, ampoule distale des tubes de Malpighi; — *mg*, région dilatée, *ml*, région proximale, *mr*, région excrétrice des tubes de Malpighi.
Autres lettres, comme FIG. **1*t***

Les FIG. **38** et **39** montrent le détail des régions de transition.

Histologie.

I. Des lacets cachés dans la poche, nous rappellerons leur grande ressemblance avec ceux du médiintestin. Ceci n'est pas extraordinaire, puisque les tubes de Malpighi ne sont que des diverticules du tube digestif; il n'y a là en définitive qu'un manque de différenciation. Quant aux tronçons grêles qui les prolongent au dehors, la FIG. **24** peut nous convaincre qu'ils ne diffèrent guère par leur histologie des lacets *m* de la FIG. **1**.

II. — Sur la *partie renflée*, les données suivantes de GADD (02, p. 94) sont exactes et s'appliquent à tous les *Cercopidæ* étudiés ici : cellules pentagonales, à parois cannelées; faible coloration dans l'ensemble. Je note pourtant que la coloration de cette partie des tubes de Malpighi, bien que plus faible, apparait plus rapidement que celle des autres parties. Si le résultat final est moins accentué, c'est que les fines trabécules qui constituent le réseau protoplasmique des cellules, FIG 27, tout en étant très chromo-

philes, ne constituent qu'une faible partie de la masse; la coloration d'ensemble est par suite fort pâle. Les cloisons intercellulaires ne sont pas toujours très nettes, comme la FIG. 27 le montre suffisamment. La lumière, FIG. 26, *l*, du tube est au contraire bien dessinée et plus ou moins arrondie; toujours fort étroite, elle est en somme d'un diamètre assez constant. Cette lumière est tortueuse, FIG. 29, tout comme dans la région suivante. J. B. CARNOY (1885), cité par GADD, a décrit les particularités vraiment remarquables des noyaux, FIG. 27, *n* : « Corps irrégulier, bosselé, épineux même, à contenu homogène et sans trace de filament nucléinien; la nucléine amorphe y est en effet répandue d'une manière uniforme ». Ces noyaux se colorent fortement. J'insiste sur ces caractères, en particulier sur le contenu des noyaux dont les épines saillantes peuvent facilement être considérées comme des ébauches de ramifications.

III. — Dans la *région variqueuse*, la forme des cellules, sphériques aussi bien au dedans du tube qu'au dehors, explique suffisamment le trajet sinueux de la lumière. Ce que nous avons dit sur la lumière de la région précédente n'est donc qu'un trait de rapprochement. Du reste, le passage entre les deux régions, très heurté à première vue, n'est pas aussi tranché dans le détail. Il n'est pas rare de voir les dernières cellules de la partie renflée prendre les caractères de celles de la partie bosselée, FIG. 39 : elles contiennent alors du pigment chez certaines espèces; elles montrent aussi, et cela dans toutes les espèces, des canalicules intracellulaires, FIG. 28, *cic*, que GADD ne signale pas; de fait je n'ai pu les révéler par les techniques ordinaires, mais les injections à l'indigo-carmin les mettent en relief aussi bien que dans les types d'autres familles qui ont fourni les FIG. 28, 31, 32. La bordure en brosse ne s'est pas montrée nettement.

La paroi des tubes de Malpighi comprend-elle un réseau musculaire? Il semble bien qu'oui, puisque ces organes sont animés de mouvements de contorsion très violents.

Tubes de Malpighi chez les adultes des Cercopidæ.

Le résultat de l'étude comparée des tubes de Malpighi chez les adultes par rapport aux larves peut s'énoncer très brièvement (FIG. 11*I*, à rapprocher de la FIG. 10*I*) : la partie renflée, *mg*, diminue considérablement et prend l'aspect ténu de la partie filiforme proximale, *ml*. Pour le reste, l'état antérieur persiste.

Cette réduction ne se fait d'ailleurs pas subitement à la dernière mue, mais durant les premiers jours de l'état adulte, et progressivement. Par exemple, chez *Aphrophora salicis*, il faut deux jours pour constater un amincissement notable; il en faut parfois cinq et six pour que les tubes soient amenés au calibre qu'ils garderont.



FIG. 11*t*. — *Aphrophora salicis* adulte. — Gross. 6 et mêmes lettres que FIG. 10*t* et 1*t*.

La poche, *p*, est ouverte pour montrer les [illegible] malpighiens et mésintestinaux.

Au point de vue histologique, FIG. 25, l'on constate, dans la région des tubes ainsi réduite, que la lumière, *lum*, s'est en même temps élargie; cela tient à ce que les cellules se sont fort aplaties. Elles se colorent mieux aussi, parce que les mailles du réseau protoplasmique se sont resserrées. Cependant on n'arrive jamais à une coloration foncée. Les noyaux, *n*, sont parfaitement arrondis, sphériques ou ovales, et les limites intercellulaires, relativement rares (car les cellules sont assez larges), peuvent se voir nettement. La bordure en brosse, *br*, est constante; bien qu'on ne distingue pas sa striation normale à la surface des cellules, il est impossible d'interpréter autrement l'ourlet qui se montre parfaitement limité à sa base. Or, cette formation, qui n'existe pas dans la même région à l'état glandulaire larvaire, je n'ai pu non plus la faire apparaître dans la partie bosselée des tubes de Malpighi.

Il était à propos de mettre en relief les changements considérables subis par la partie glandulaire lors du passage de l'état larvaire à l'état adulte, car dans la division suivante, à propos de la physiologie des tubes urinaires, ils seront le point de départ de considérations importantes.

DIVISION II. — PHYSIOLOGIE.

Deux fonctions, qui méritent en elles-mêmes une attention particulière, dominent et conditionnent la physiologie des tubes digestif et urinaires chez les *Cercopidæ* : l'une est commune aux *Cercopidæ* et à l'ensemble des

autres familles d'homoptères supérieurs (à part les *Fulgoridæ*); elle a sa raison d'être dans la nature de l'aliment et est liée à la disposition du médiintestin : c'est l'évacuation, par la voie raccourcie de la poche, de l'excès d'eau de la sève dont ces insectes font toute leur nourriture; — l'autre, exclusivement propre aux *Cercopidæ*, est liée directement à une spécialisation glandulaire des organes urinaires : l'élaboration d'un amas d'écume dans lequel s'abrite la larve; cette dernière particularité est aussi en relation indirecte avec la manière d'être du tube digestif : la portion de la boucle médiintestinale qui fait retour à la poche, supplée, en effet, partiellement du moins, les tubes de Malpighi, mieux réservés du coup à leur fonction sécrétrice.

On voit dès lors la marche de l'exposé qui va suivre :

1° L'évacuation par voie raccourcie de l'excès d'eau de sève semble commune à l'ensemble des homoptères, aussi bien aux coccides, aphides et psyllides qu'aux cicadines. L'idée première de cette fonction appartient à Berlese (09), qui l'émit comme explication du dispositif du tube digestif chez les coccides, et dont nous avons parlé dans la note de la page 29. Voici ce qu'il écrit à ce propos : « La ragioni di questa interrotta comunicazione del mesenteron col rimanente intestino, nei Diaspiti anche più accentuata che non nei Lecaniti (mentre nei Cocciti ad altri Omotteri essa esiste tuttavia) va ricercata nella necessità da parte dei detti insetti di far passare moltissimo succo contenente zuccheri in eccesso, attraverso al tubo digerente, per sottrarre la scarza sostanza albuminoide e grassa che è contenuta nel liquido stesso..... Quindi il lora tubo digerente è conformato in modo da rigettare subito attraverso el retto l'eccesso di sostanze zuccherine, le quali dializzano facilmente attraverso alla parete del mesenteron, mentre si trattengono invece le albuminoidi e le grasse, che passano meno facilmente » (op. cit., p. 734). Et l'auteur entend parler aussi des homoptères supérieurs.

Cette dernière extension paraît justifiée; seulement la nature des produits filtrés et les fondements anatomiques de la filtration diffèrent, chez les cicadines, de ceux qu'indique Berlese. Celui ci insiste surtout sur l'évacuation des substances sucrées. Nous verrons que ces substances manquent dans les déjections des *Cercopidæ*. Le même auteur semble d'autre part vouloir simplement étendre, par analogie, aux homoptères supérieurs, les descriptions qu'il a données de l'appareil digestif chez les homoptères inférieurs. On conçoit facilement qu'une anse m diintestinale logée, comme

chez les *Coccidæ*, dans une invagination antérieure du rectum, puisse servir de sas à filtrer. Mais le filtre des homoptères supérieurs, constitué par la poche, est tout différent, comme l'indique déjà assez sa structure, et comme on le verra mieux en étudiant son fonctionnement. En outre, on trouvera ici, de ce rôle de la poche, une démonstration objective que l'anatomie peut tout au plus indiquer.

2° Ce filtre, enfin, ménage sur le tractus intestinal, mais en dehors du grand courant alimentaire, dans la boucle médiintestinale, un tronçon *digestif* et *absorbant*.

3° L'élaboration, par les larves, d'un amas d'*écume* qui leur assure un abri d'un genre très particulier, trouve ici sa place, dans le cadre de cette étude, parce qu'elle se rattache directement à la structure des tubes de Malpighi et indirectement à la conformation de l'intestin moyen. La partie lisse et renflée chez la larve, réduite chez l'adulte, élabore une sécrétion qui joue un rôle fondamental dans la confection de cette écume.

4° Par contre-coup, les tubes de Malpighi sont aidés dans leur fonction dépuratrice par la branche de retour de la boucle médiintestinale qui est excrétrice.

De ces deux dernières fonctions, la première entraine objectivement la dernière. Cependant, nous suivrons, dans notre exposé l'ordre inverse, pour trois motifs : il y aura d'abord plus d'unité dans l'exposition des fonctions du tube digestif ; — et puis, la fonction spumigène, à cause de son importance, mérite d'être étudiée de façon en quelque sorte autonome ; — enfin, cette fonction, à la fois malpighienne et intestinale, sera mieux placée entre la physiologie de l'intestin et celle des tubes urinaires.

5° Nous ajouterons, pour terminer, quelques remarques sur ces mêmes tubes urinaires dans leur fonction normale.

CHAPITRE I.

ÉVACUATION PAR DÉRIVATION ET FILTRATION DE LA MAJEURE PARTIE DE L'EAU DE SUCCION.

Les homoptères, dans le suc des plantes, dont ils se nourrissent exclusivement, trouvent un aliment très aqueux, riche parfois en sucres, beaucoup moins en albuminoïdes et en graisses. Il est donc nécessaire qu'ils en absorbent une grande abondance. On ne sera dès lors pas étonné des faits suivants.

Un matin où la rosée faisait à peu près défaut, je fus frappé de l'inondation d'une large feuille de charme. Une grosse goutte pendait à la pointe. Il en était de même de toutes les feuilles qui tuilaient sous la première. Celle-ci était dominée par une autre, toute crispée [1] : la nervure centrale déprimée formait un caniveau profond. Un filet liquide y brillait, et, à la base de la feuille, deux *Ptyelus* adultes suçaient et alimentaient le canal de leurs déjections. C'était la source. La déjection anale est rejetée par ces insectes à l'état de gouttelettes pleines qu'ils lancent, en champ libre, assez loin d'eux. Un *Ptyelus spumarius* adulte peut en émettre sept en une minute. On voit quel courant intestinal suppose un pareil débit. Un insecte, pris à sucer et enfermé dans un tube, continue quelque temps de bombarder sur la même cadence.

Nous verrons que les larves ne le cèdent en rien aux adultes pour l'abondance de l'excrément liquide.

Et dès lors, on conçoit que des suceurs aussi actifs, s'ils sont en nombre, puissent affaiblir et même faire périr les plantes qu'ils saignent; GRUNER l'a fait remarquer pour *Salix*, à propos d'*Aphrophora salicis*.

D'autre part, il y a une réelle difficulté à l'utilisation, du moins à une meilleure utilisation par l'insecte d'un aliment aussi abondant que peu substantiel : la masse d'eau risque d'entrainer les principes nutritifs sans leur permettre un contact suffisant avec les diastases du médiintestin et avec l'épithélium absorbant de la même région.

C'est cette meilleure utilisation que procure la poche des homoptères supérieurs. Celle-ci évacue le fort volume d'eau et retient les matières alimentaires, qui restent ainsi dans la cavité épithéliale de la poche elle-même et aussi dans la gouttière, le segment conique et la partie aller de la boucle médiintestinale, où elles seront digérées et absorbées.

Le trajet de l'aliment, à en juger par l'anatomie, FIG. 4_l, devrait être le suivant : œsophage, gouttière, segment conique, boucle, lacets cachés dans la paroi, intestin postérieur.

Mais l'anatomie elle-même nous a déjà montré quelque obstacle, entre les tronçons i_1 et i_2 de la boucle, dans l'étroit passage de l'étranglement. Nous avons constaté aussi des accumulations considérables dans les cellules de la branche de retour i_2; la lumière, bien que toujours réelle, n'en est pas

---

[1] Peut-être s'agit-il là d'une cécidie, analogue à celles que FRIEDERICH (09) a signalées et provoquées sur *Sambucus;* mais l'auteur me semble confondre *A. spumaria* L. avec *A. salicis* DE GEER, quand il attribue à la première les pleurs des saules.

moins rétrécie; n'y a-t-il point là, dès lors, au moins une indication que cette région du tube intestinal n'est pas largement irriguée? Nous verrons plus loin que les accumulations signalées plus haut sont des excréta qui prennent à date précise le chemin des lacets et de l'intestin postérieur. Or, si le torrent digestif passait par là, pourquoi ce procédé d'excrétion par accumulation?

Enfin les lacets eux-mêmes, *c*, en fait sont fort étroits, et du coup mettraient un sérieux obstacle à la circulation de toute l'eau de sève dans toute leur longueur. Il est donc encore indiqué, par l'état même de ces parties, que la masse d'eau ne passe pas du tout par la boucle, ni tout entière par le tractus entier des lacets médiintestinaux.

D'autre part, on se souvient de l'extrême atténuation des membranes épithéliales qui forment à elles seules la paroi de la cavité de la poche comme aussi celle des lacets médiintestinaux et malpighiens (la tunique musculeuse des lacets, si elle existe, est si mince, dans l'ensemble, qu'on n'a pu la mettre en évidence). On peut remarquer encore le contact intime et très étendu que ménage, entre les parois perméables, la multiplication des lacets et des replis mésentériformes de l'épithélium intestinal; ce sont là des conditions essentielles pour le bon fonctionnement d'un filtre à grand débit. Il est frappant que chez *Ampleus mirabilis*, dont les déjections anales sont particulièrement abondantes, l'épithélium de la poche prend le développement considérable que nous avons signalé. L'amenée au filtre se fait par l'œsophage et la gouttière; et le filtrat, recueilli par quatre collecteurs, *i M*, dont trois sont malpighiens et un intestinal, est évacué par l'intestin grêle sur le rectum.

On voit la différence qui sépare cette interprétation de celle de Berlese : pour l'auteur de « *Gli Insetti* » la filtration se ferait directement dans l'intestin postérieur à travers sa propre paroi. D'après la structure de la poche, il est tout naturel qu'elle ait lieu par l'intermédiaire des lacets médiintestinaux et malpighiens. Ces lacets n'ont de raison d'être, semble-t-il, que de développer la surface de leur paroi filtrante et d'entrainer le plissement de l'épithélium de la poche autour de leurs sinuosités [1], en s'imprimant pour ainsi dire dans ses plis [2].

---

[1] Doyère (30) ne voyait dans le dispositif si compliqué de la poche qu'un mode de suspension du très long intestin. L'effet serait bien peu proportionné au mécanisme. D'ailleurs le poids de tout le paquet serait en définitive reporté, par les muscles suspenseurs de la poche et du segment conique sur le seul œsophage, au lieu que, indépendamment de la poche, il se distribue sur une foule d'attaches musculaires et trachéennes, comme chez les autres insectes.

[2] L'embryologie nous montrerait sans doute que le développement des lacets dans les replis épithéliaux rappelle celui de l'intestin des animaux supérieurs dans les replis mésentériques.

Du reste, les idées de Berlese, sur la filtration chez les coccides, peuvent être appliquées au dispositif filtrant des *Cercopidæ*, tel que nous l'avons décrit : les albuminoïdes, dialysant avec difficulté, resteront, au moins en grande partie, dans la cavité circonscrite par l'épithélium de la poche, cavité qui communique avec celle de la gouttière, du segment conique et de l'aller de la boucle médiintestinale. Il en sera de même pour les corps gras.

Quant aux sucres, si dialysables et abondants qu'ils soient, ils ne passent pas dans les lacets; on n'en retrouve en effet dans le liquide anal que de faibles traces. La liqueur de Fehling ne donne aucun résultat appréciable avec le liquide soumis tel quel à l'expérience. Si l'on traite à froid par le même réactif la mousse que fabriquent les larves — liquide anal mêlé de la sécrétion des portions renflées des tubes de Malpighi, — après l'avoir préalablement desséchée au soleil, on la voit se teinter en rose vineux. A chaud, le flocon se désagrège, en sorte qu'on ne distingue plus rien de net. Les sucres de la sève ne sont donc pas absolument retenus par le filtre stomacal; mais il faut concentrer fortement le filtrat pour y déceler leur présence; c'est l'inverse de l'interprétation que Berlese proposait (09) pour les coccides en assignant à leur filtre physiologique, pour fonction principale, l'évacuation du sucre. Mes conclusions concordent, en partie du moins, avec celles de Gruner (01), qui a essayé en vain, sur la mousse non concentrée, la réaction de Trommer. De même que le filtre excréteur réalisé, chez les animaux supérieurs, par le glomérule du rein et l'anse de Henle, de même que la membrane absorbante constituée par la paroi du tube digestif chez les animaux en général et chez les insectes en particulier, la paroi épithéliale des tubes excréteurs ou de la poche des *Cercopidæ* posséderait la « fonction d'arrêt » : elle ne laisserait passer que certaines des substances dialysables contenues dans la sève des plantes nourricières, l'eau principalement; les substances sucrées seraient retenues dans les cavités digestives. Du reste, les sucres ne sont pas des substances les plus dialysables; ils empèsent les membranes, du moins les membranes inertes [1].

---

(1) Pierantoni (10) émet une hypothèse curieuse à propos des levûres qui vivent en symbiose dans le corps des homoptères. Ces organismes provoqueraient, aux dépens des sucres retenus par leurs hôtes, une fermentation dont les produits gazeux seraient évacués par les trachées.

L'idée est ingénieuse, mais demande confirmation, comme le reconnaît l'auteur. En quoi celui-ci paraît trop s'avancer, c'est qu'il affirme le rejet par l'anus, chez les « cicadidi », d'une quantité considérable de sucre. Du reste, nos résultats négatifs à ce sujet seraient plutôt favorables à l'hypothèse énoncée.

En résumé, l'eau en excès passe, presque pure, au filtre physiologique constitué par la poche, en abandonnant, à l'intérieur de l'appareil, à peu près toutes les substances nutritives.

Il est probable que les contractions énergiques de la poche sous les actions combinées de sa recouvrante musculaire et du muscle suspenseur qui la rattache à l'œsophage, aident à la filtration en mettant le liquide sous pression et en renouvelant les contacts, grâce aux déplacements qu'ils occasionnent et que permet l'ampleur des parois. Les muscles du thorax compriment d'ailleurs l'appareil au point que, chez *Ampleus*, par exemple, il prend la forme d'une crête aplatie.

Quoi qu'il en soit du rôle de ces compressions et convulsions, leur violence explique le développement de replis valvulaires à différents niveaux de l'œsophage, et la dilatabilité de cet organe.

Le rôle de filtre que nous attribuons, chez les homoptères supérieurs, au dispositif spécial de la poche, n'est pas de tout point étonnant. Cette poche n'est en définitive qu'un diverticule de l'intestin moyen ; or, l'intestin moyen, aussi bien dans ses diverticules que dans son tractus direct, est le siège de l'absorption ; l'épithélium du diverticule impair des *Cercopidæ* bornerait simplement son pouvoir absorbant à l'eau ; des lacets contenus dans la poche, les uns, les malpighiens, sont typiquement excréteurs : la spécialisation consiste pour eux aussi à borner leur fonction-type à l'évacuation de l'eau presque pure. La donnée étonnante, dans l'ensemble, c'est que les lacets médiintestinaux, originellement absorbants, renversant le sens de leur pouvoir physiologique de dialyseurs, excrètent cette même eau concurremment avec les tubes de Malpighi. Donnée étonnante, qui se justifie par la non moins étonnante uniformisation des épithéliums malpighien et médiintestinal que l'anatomie révèle dans les lacets; d'ailleurs, nous l'avons annoncé déjà et nous y reviendrons : un tronçon médiintestinal, le retour de la boucle, est nettement excréteur.

CHAPITRE II.

DIGESTION ET ABSORPTION DES MATIÈRES NUTRITIVES DANS LA GOUTTIÈRE, LE SEGMENT CONIQUE ET LA BRANCHE D'ALLER DE LA BOUCLE

L'aspect histologique de la gouttière et du segment conique, avec leurs cellules glandulaires et leurs cellules de remplacement, indique suffisamment que ce sont les régions digestives principales du tractus intestinal chez les *Cercopidæ*.

Il semble que ces mêmes régions assument aussi partiellement la fonction d'absorption de l'aliment élaboré; mais ici, la première branche de la boucle médiintestinale, qui présente moins l'aspect d'un organe sécréteur et digestif, joue un rôle important (1).

Voici les expériences sur lesquelles est basée cette affirmation; elles serviront d'ailleurs aussi à confirmer le rôle de filtre physiologique que nous avons attribué au complexe de la poche.

Il s'agit de la méthode des aliments colorés si heureusement appliquée par le Prof. L. Cuénot (95) à l'étude de l'absorption chez les orthoptères. Seulement, ayant affaire, non plus à des Insectes broyeurs, mais à des Insectes suceurs et suceurs exclusifs de végétaux, je dus employer les couleurs sous forme de dissolutions, dans lesquelles je mettais à tremper des rameaux des plantes préférées, ou du moins acceptées par les diverses espèces (voir, pour ce point, la Note complémentaire V. sur les *Cercopidæ* étudiés). Ce qui réussit le mieux, ce fut le bleu de méthylène B et le vert d'iode (2), qui montent assez facilement, le dernier sur-

---

(1) Il n'est pas rare, dans les coupes, d'observer un coagulum dans la lumière du segment conique et de l'aller de l'anse.

(2) L'indigo-carmin s'est refusé à monter dans les plantes les plus diverses parmi celles qui réalisaient les deux conditions suivantes : montée de sève assez active et acceptation par les Insectes.

De même la safranine.

Le carmin n'était guère à tenter, puisqu'il ne se dissout pas dans l'eau.

L'hématoxyline aqueuse monte très vite, mais avec peu de résultat sur l'intestin. J'ai pourtant obtenu une coloration en bleu noir intense des parois, mais sur un *Tettigonia viridis (Jassidæ)*.

Les bleus de méthylène, qui montent difficilement, sont bien absorbés.

Enfin, le Delafield empoisonne les Insectes: l'intestin se colore, aux endroits intéressants, mais par grumeaux et par taches (histolyse).

tout, dans le Saule, principalement le Saule pleureur (*Salix babylonica* L.) dont s'accommodent parfaitement, non seulement *Aphrophora salicis*, mais aussi les autres *Cercopidæ*, en particulier *Ptyelus spumarius* et *Pt. lineatus*. Ce sont ces deux dernières espèces que j'ai mises en expérience, surtout *Pt. spumarius*.

Le vert d'iode, dans presque toutes mes nombreuses expériences, dont quelques-unes ont duré quatre et jusqu'à sept jours, n'a jamais coloré nettement que la première branche de la boucle, FIG. 4, i, i_1, celle qui fait suite au segment conique; la teinte était prononcée surtout dans la seconde moitié distale, et le plus foncée auprès de l'étranglement, où la couleur s'arrête net ; en revenant sur la poche, on voit la coloration s'atténuer graduellement. Au-delà de l'étranglement, rien n'est vert, pas même la partie voisine de la poche, qui est exempte d'accumulats et transparente; on dirait que le passage, à l'étranglement, est anatomiquement clos. Le segment conique, la gouttière et la poche ne montraient rien de vert non plus.

Trois essais de succion pratiqués en octobre 1911, deux sur *Ptyelus spumarius* et un sur *Pt. lineatus*, ont donné un résultat différent. Il y avait du vert très pâle dans le retour de l'anse, dans la poche et dans l'intestin postérieur. Il semble que la fermeture de l'étranglement soit devenue moins sévère à cette époque tardive et que la couleur puisse descendre le tractus intestinal entier. Un *Ptyelus* rejetait d'ailleurs des gouttelettes légèrement vertes.

De cette série d'expériences au vert d'iode, il résulte que l'absorption se fait surtout dans la première branche de la boucle, jusqu'à l'étranglement, où la couleur, et sans doute aussi les parties nutritives de l'aliment, se localisent jusqu'à sept jours, sans gagner le reste du tractus intestinal.

Par ailleurs, on ne voit pas bien comment cela pourrait se faire, si le torrent aqueux de la sève passait intégralement par là. Il doit donc se déverser ailleurs; la seule hypothèse acceptable est la filtration dans la poche telle que nous l'avons indiquée.

L'absorption se fait bien dans la région signalée, car on y constate une certaine répartition par cellules de la matière colorante qui se montre plus dense aux environs des noyaux [1]. D'ailleurs, en expulsant, par pression, le

[1] Cette répartition est demeurée assez nette dans certaines préparations jusqu'au moment où j'en ai fait la revue, immédiatement avant cette rédaction. Les préparations en milieu glycériné sont impossibles, le vert d'iode s'y dissolvant complètement; impossible aussi les fixations ordinaires. Pour arriver à monter au baume le tube digestif coloré par le vert d'iode, j'ai procédé de la façon suivante : dissection rapide dans l'eau salée; semi-dessiccation à la flamme douce; déshydratation par le carboxylène; xylène; baume.

contenu de cette région intestinale, on ne décolore pas le tube du coup, ce qui montre que le vert n'est pas seulement dans la lumière, mais bien dans les cellules. Il n'en va pas ainsi pour le retour de la boucle ou le rectum, quand il arrive qu'ils soient colorés.

Les expériences au bleu de méthylène B complètent les renseignements précédents. Ce colorant se localise non plus seulement dans l'aller de la boucle, comme le vert d'iode, mais encore dans la gouttière et le segment conique; accidentellement et de façon moins accentuée, le reste du tractus intestinal peut se colorer; seulement ici non plus la coloration n'affecte pas les cellules, mais simplement le contenu du tube. Les gouttelettes anales sont alors naturellement bleu clair. La localisation du colorant se fait bien encore avec une préférence marquée dans la première branche de la boucle, et surtout près de l'étranglement; il se fixe pourtant aussi dans le segment conique et la gouttière, d'une façon notable, bien que moins accentuée que dans la région précédente; il semble donc que la gouttière et le segment conique, en outre de la fonction digestive, partagent, dans une certaine mesure, avec l'aller de la boucle, la fonction d'absorption. Dans ces trois régions, en effet, la coloration,comme dans le cas du vert d'iode, se montre répartie par cellules.

Le passage des couleurs dans l'hémolymphe a lieu certainement, au moins pour une partie et après un certain laps de temps; à la dissection *post mortem*, j'ai trouvé, chez trois individus qui suçaient du bleu depuis dix jours, les gaînes ovigères, les tubes de Malpighi et le tissu adipeux très nettement colorés. La coloration du tissu adipeux était même assez intense; d'autre part sur un individu vivant d'*Aphrophora salicis* la couleur y avait viré au vert; de même chez une larve de *Cercopis* observée par le P. Pantel. Organes excréteurs et organes à nutrition active, la couleur les avait donc pénétrés après avoir franchi la barrière intestinale, et dans le cas des individus morts, il y avait probablement eu empoisonnement. Un individu resté vivant après quatre jours de succion expérimentale, a montré d'ailleurs son tissu adipeux bien coloré en bleu. La cravate adipeuse de la poche prend sa part notable de colorant. — Le vert d'iode n'a jamais rien manifesté de semblable, soit que cette substance fût arrêtée dans les cellules de l'intestin, soit que son pouvoir diffusif l'ait tellement dispersée dans l'organisme et aidée à s'éliminer que les traces en soient difficiles à retrouver.

Quant au passage des couleurs dans le retour de la boucle, au-delà de l'étranglement, et, par suite, dans les lacets intestinaux de la poche et dans

l'intestin postérieur, il n'a rien d'étonnant, puisqu'en définitive l'étranglement est tout au plus assimilable à une valvule, et qu'il peut, pour des causes d'ailleurs inconnues, se relâcher au point de laisser passer et perdre les principes nutritifs eux-mêmes. Il est assez indiqué d'ailleurs que les résidus de la digestion traversent, au moins par moments, le passage qui sépare les deux branches de la boucle, pour s'acheminer vers le retour par les lacets de la poche.

Outre les arguments positifs d'ordre anatomique et physiologique qui viennent d'être exposés, il est tout à fait plausible, en procédant par exclusion, de restreindre aux seules régions du médiintestin mentionnées plus haut : gouttière, segment conique et aller de l'anse, les fonctions de digestion et d'absorption : les lacets contenus dans la poche n'ont rien qui rappelle un épithélium digestif et glandulaire ou absorbant ; le retour de l'anse est encombré d'excréta, sans aucun indice d'aptitude à la sécrétion de ferments digestifs, sans aucune perméabilité, au moins constatable, vers la cavité générale.

CHAPITRE III.

FONCTION DÉPURATRICE DE LA BRANCHE DE RETOUR DE LA BOUCLE MÉDIINTESTINALE.

Si, comme c'est très vraisemblable, les résidus de la digestion passent dans la deuxième branche de la boucle, ce tronçon du médiintestin est, du coup, assimilable, au point de vue physiologique, à un tronçon avancé de l'intestin terminal. Une autre fonction vient établir, en plus, une ressemblance avec les tubes de Malpighi : la fonction excrétrice. Nous l'étudierons successivement chez la larve et chez l'adulte des *Cercopidæ*.

Chez la larve.

Gadd (02) affirme catégoriquement l'existence de cette fonction excrétrice chez la larve d'*Aphrophora spumaria* L. « eine excretorische Function » (op. cit., p. 95). Il distingue, dans les cellules, deux sortes de corpuscules, les uns brillants, ronds, de différentes grosseurs, parfois bordés de sombre, fig. 8 et 22, les autres petits, sphériques, dont le nombre augmente

en approchant de l'étranglement; ces derniers se présentent d'abord à la base des cellules, en petits groupes; mais ils finissent par les remplir au point de les rendre opaques, FIG. 22. A la lumière polarisée, ces boules se montrent presque isotropes, d'après le Prof. W. T. SCHEWIAKOFF, consulté par l'auteur, et l'action de l'acide azotique et de l'azotate de potassium dénonce la présence de substances du groupe de la guanine.

L'encombrement va en augmentant, non seulement dans l'espace, depuis l'étranglement jusque vers la poche, mais aussi dans le temps; si bien que, chez les larves demi-taille, j'ai pu constater qu'il n'y a d'encombré pleinement et de complètement opaque que le sixième ou le cinquième de la longueur du retour de la boucle; mais l'opacité finit par envahir jusque près de la moitié chez *Aphrophora alni*, l'espèce où le dépôt est le plus abondant; dans le reste de la poche, les corpuscules, tout en étant moins nombreux, se distribuent pourtant un peu sur toute la longueur, sauf dans la région voisine de la poche; dans cette espèce, la limite de cette région est même assez tranchée.

Il est remarquable qu'en allant vers la poche, les cellules, dans l'ensemble, et les corpuscules eux-mêmes, se laissent de mieux en mieux colorer par l'hématoxyline. C'est probablement que ces corpuscules ont une gangue protéique qui serait de moins en moins chargée d'excréta dans la direction indiquée.

Le tronçon étudié, placé entre les nicols croisés, ne donne aucun indice d'illumination. GADD affirme la présence d'une substance voisine de la guanine. Il y a aussi du carbonate de calcium.

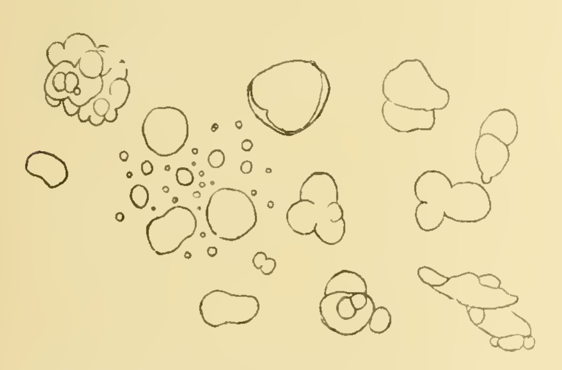


FIG. 12*t*. — *Aphrophora salicis* larve, concrétions du tronçon distal de la boucle médiintestinale. — Gr. : 900.

Si l'on dépose des tronçons du retour de l'anse dans l'eau distillée, aussitôt le contenu diffIue sous forme d'un dépôt blanc opaque qui, au microscope, se montre composé de nombreux corpuscules arrondis, assez gros, d'aspect huileux et mamelonnés, FIG. 12_t, et de petits corpuscules toujours ronds et très abondants; c'est bien ce que promettait la FIG. 8. Quelques gros corpuscules sont en forme de tablettes allongées, grossièrement quadrangulaires; d'autres paraissent zonés par superposition de plusieurs mamelons.

Aucune forme cristalline bien nette. Entre les nicols croisés, on n'obtient pas plus l'illumination des corpuscules en diffluence que dans le tronçon intestinal lui-même.

Avec la combinaison 1/16 × 3 Leitz (gr. : 900), on constate que les plus petits corpuscules sont animés d'un mouvement brownien très vif.

Par addition de liqueur de Perenyi ou d'acide acétique dilué, il y a dissolution presque intégrale, ce qui explique pourquoi dans les coupes pratiquées dans un matériel fixé par un de ces deux réactifs, la grande partie des cellules se montrent souvent dévastées et vides, ou plutôt ne contiennent plus qu'un squelette protoplasmique fort abimé. La fig. 13*t* représente un tronçon du retour de l'anse après l'action de l'acide chlorhydrique *in toto*; on n'y saisit plus au microscope que le contour général du tube, et celui des cellules et de leurs noyaux. La réaction se fait si doucement qu'il n'y a pas effervescence; mais si l'on promène une pointe sur le porte-objet, à travers le dépôt, le sillon se jalonne de belles bulles : on pense alors à du calcaire protegé contre l'action de l'acide comme par une pellicule que la pointe déchirerait; l'attaque de l'acide peut d'ailleurs être assez lente pour que le gaz soit dissous au fur et à mesure de sa mise en liberté.

Entre porte-objet et lamelle, le dégagement est plus démonstratif. Si l'on dépose une goutte d'acide chlorhydrique au bord du porte-objet, les progrès de l'onde capillaire acide sous la lamelle sont nettement marqués par la disparition des granules et l'apparition de bulles gazeuses assez nombreuses et de taches d'aspect huileux.



Fig. 13*t*. — *Aphrophora salicis* larve, partie du tronçon distal de l'anse médiintestinale après action de HCl. — Gr. : 81.
n, noyaux. — *mc*, membrane cellulaire; tout le reste a disparu.

L'acide acétique, avec le même dispositif, donne aussi un beau dégagement de bulles. De même l'acide sulfurique; il y a, de plus, apparition de cristaux très nets, en fer de lance, de sulfate de calcium; ils sont souvent groupés en oursins.

La lessive de potasse caustique n'altère pas les corpuscules, la plus grande partie du moins, même après quatre heures d'action.

Il n'y a pas d'acide urique; il n'y a pas non plus d'urates, car je n'ai pas obtenu d'acide urique caractérisé, après quinze heures de contact avec l'acide acétique renouvelé plusieurs fois.

Guanine et carbonate de calcium, la présence de ces deux corps permet d'affirmer le caractère remarquable de ce tronçon médiintestinal transformé en organe excréteur. Si l'on ajoute qu'il peut très vraisemblablement

recevoir les résidus, si faibles soient-ils, de la digestion, on pourra le considérer comme une vraie poche rectale en plein tube médiintestinal.

Cette particularité d'un tronçon intestinal excréteur n'est toutefois pas réservée aux homoptères. MEINERT (89) signalait déjà que, chez *Myrmeleon*, l'énorme méconium rejeté par l'anus à la dernière mue a été accumulé lentement dans le médiintestin; or il renferme beaucoup d'acide urique et du carbonate de calcium; d'autre part les tubes de Malpighi, chez la larve, sont clos du côté de l'intestin.

Des deux côtés, Fourmi-lion et Cicadines, on retrouve dans le médiintestin la fonction calcigène, qui est une fonction proprement malpighienne, comme l'ont reconnu et établi MAYET (1896) chez les larves à terme de *Cerambyx*, puis J. PANTEL (98) chez *Thrixion*. J. PANTEL rapporte aussi les observations de DUTROCHET sur le « vaisseau lactifère » ou ampoule distale des tubes urinaires chez *Eristalis tenax* et de LYONNET sur les « grands vaisseaux blancs » ou partie correspondante des mêmes organes chez *Ptychoptera paludosa*. Ces deux observateurs, bien qu'ils en aient mal interprété la fonction, avaient été frappés de l'aspect de ces organes remplis d'excréta carbonatés. BATELLI (79) en a repris l'étude chez *Eristalis tenax*. Enfin R. DE SINÉTY signalait en 1901, dans la partie moyenne de certains tubes malpighiens chez *Leptynia attenuata* ♀, la présence de CO^3Ca.

Le dépôt de ce corps dans la boucle des *Cercopidæ* peut être assez abondant pour rendre les coupes très ingrates, comme il est arrivé pour *Ampleus mirabilis* : la place du tronçon calcigène est alors marquée par une pulvérulence qui dévaste les régions voisines.

GADD (02) ajoute que le tronçon médiintestinal dont nous parlons résiste plus que tous les autres organes à l'action de la potasse; c'est conforme à ce que nous avons dit de l'absence d'acide urique.

Parmi les auteurs qui ont parlé de la fonction calcigène des tubes de Malpighi, quelques-uns semblent portés à voir certains rapports entre cette fonction et la protection de la larve ou des œufs. Mais chez les *Cercopidæ* d'Europe, il paraît bien que le carbonate accumulé dans la boucle soit avant tout un simple produit de dépuration de l'organisme; cette substance, provenant probablement de la sève, est éliminée comme inutilisable. Ce qui incline à cette opinion, c'est qu'il se trouve en compagnie de produits urinaires voisins de la guanine. En sorte que les tubes de Malpighi, employés, nous le verrons, à d'autres fonctions, sont suppléés par la boucle dans l'élaboration d'au moins deux corps qu'ils peuvent fabriquer en propre.

Nous verrons aussi du reste que le calcaire chez les *Cercopidæ* sert, au moins chez quelques espèces exotiques, à la protection des larves [1].

Les excréta augmentant progressivement dans la boucle, au cours de la vie larvaire, il s'agit là d'un rein d'accumulation.

Chez l'adulte.

L'évacuation des excréta ainsi accumulés se fait un peu après la dernière mue. Chez les adultes, âgés de trois ou quatre jours, d'*Aphrophora alni*, *A. salicis* et *Ptyelus spumarius*, on constate qu'elle est achevée ou à peu près, et que le retour de la boucle redevient assez transparent. En même temps le calibre diminue considérablement : pour *Aphrophora alni*, par exemple, alors que chez la larve il était jusqu'à trois fois celui de l'aller de la boucle, chez l'adulte il tombe notablement au-dessous.

Le P. Pantel, dans une dissection, a pu assister au phénomène de l'évacuation en masse, déterminée peut-être par la secousse opératoire, chez un imago, après défroncement des ailes. On voit alors l'excrétion, d'aspect laiteux et granuleux, passer de la boucle dans l'intestin postérieur, jusqu'à l'anus, en forçant le passage des lacets de la poche, qui se dilatent fortement en se colorant de blanc et en s'animant de mouvements vermiculaires très violents. L'arrangement de ces lacets, tel que nous l'avons étudié sur la FIG. 4*l*, *c*, devient alors très visible, ainsi que la descente directe vers l'intestin postérieur.

On peut voir là une sorte de méconium à caractères assez particuliers : absence d'acide urique et d'urates, provenance médiintestinale, expulsion sur un long trajet médiintestinal par les lacets.

Outre la larve des Fourmi-lions avec son méconium uro-fécal élaboré par le médiintestin [Meinert (89) et C. Rengel (08)], on peut rapprocher ici des *Cercopidæ* : les larves des Abeilles, des Guêpes, des Ichneumonides, des Diptères pupipares, des Strepsiptères et des Hémérobies, chez qui « les aliments s'accumulent dans l'intestin moyen; les parties non absorbées sont rejetées par la bouche à la fin de la vie larvaire » (Henneguy, 04, p. 460), mais les produits de l'excrétion malpighienne sont rejetés par le rectum.

---

(1) Folsom et Welles (06) ont étudié en détail et finement décrit un cas d'excrétion médiintestinale chez les Collemboles. Pour ces observateurs, le cas serait même unique chez les insectes. Sans oublier cependant les faits décrits par Meinert chez *Myrmeleon*, il est certain que l'évacuation, par le tronçon digestif de l'intestin, d'un corps aussi caractéristique que l'urate de sodium (hypothèse fondée des auteurs) est particulièrement intéressante.

« Chez les larves de *Corethra*, il n'y a pas communication entre l'intestin moyen et l'intestin antérieur qui reçoit seul les aliments » (op. cit., p. 461). Chez la larve de Fourmi-lion et les autres larves, il y a aussi interruption anatomique de communication, mais entre l'intestin moyen et l'intestin postérieur. Le cas des *Cercopidæ* reste donc unique : accumulation intra-cellulaire d'excréta spéciaux sur une portion d'un médiintestin anatomiquement continu et physiologiquement interdit en deux points : à l'étranglement de la boucle et au début des lacets contenus dans la poche.

L'évacuation a-t-elle lieu par histolyse et chute totale ou partielle de l'épithélium de la boucle? C'est possible, à en juger par les paquets d'excréta rencontrés, dans la branche de retour, chez les adultes jeunes, et qui avaient l'aspect d'amas de cellules mortifiées.

Au cours de la période adulte qui commence ainsi par une évacuation totale, le tronçon excréteur du médiintestin ne restera pas inactif. On le verra se remplir à nouveau, mais incomparablement moins que chez la larve; jamais il ne reviendra à la turgescence larvaire et les excréta ne remonteront plus bien loin de l'étranglement vers la poche; le tronçon restera translucide dans son ensemble. L'impression résultante est celle d'un organe dont la fonction a cessé d'être capitale dans l'organisme et s'est ralentie en conséquence.

D'autre part une coloration brune apparaît qu'on n'avait point vue chez la larve; elle est particulièrement prononcée chez *Ptyelus spumarius*, surtout dans les mois de septembre et d'octobre. Il est probable que c'est affaire de sénescence.

J'ai repris à cette époque (vers le milieu d'octobre) l'étude du contenu cellulaire. La dilacération sur porte-objet du tronçon excréteur met en liberté des globules d'aspect huileux avec une infinité de petits granules, mêlés de quelques gros, et animés d'un vif mouvement brownien. Les globules n'ont d'huileux que l'apparence, car l'oxyde osmique ne les noircit ni en vapeur, ni en solution. HCl, introduit entre lamelle et porte-objet, les dissout ainsi que les granules. Mais il n'y a aucun dégagement de bulles gazeuses : il est probable, s'il y a du carbonate de calcium, que c'est en faible quantité et que l'anhydride carbonique reste facilement dissous dans le milieu. Il est même possible que ces globules ne soient guère formés que d'un stroma fort peu chargé de calcaire.

On ne retrouve pas les corpuscules mamelonnés qui étaient si abondants chez la larve. Enfin, SO^4H^2 ne donne pas de cristaux de gypse, tout en dissolvant les granules en question.

Les noyaux prennent un aspect tout à fait particulier, FIG. 9 : à frais, ils apparaissent comme des vésicules claires, *n*, renfermant trois, souvent quatre, et jusqu'à cinq ou six globules sphériques bien groupés, parfois même entourés d'une gaine ovale. Ces globules se colorent fortement à l'hématoxyline; on dirait d'une fragmentation en sphérules du corps chromatique des noyaux. Le tronçon excréteur médiintestinal des *Cercopidæ* adultes parait donc arrivé à la sénescence.

Jamais, pas plus chez l'adulte que chez la larve, ce tronçon n'a concouru à débarrasser l'organisme de colorants injectés dans la cavité générale pour la recherche des organes d'excrétion. Sa fonction dépuratrice, surtout larvaire, est donc réellement spécialisée à l'élimination de certaines substances, comme le carbonate de calcium et, d'après GADD (02), une substance voisine de la guanine.

CHAPITRE IV.

FONCTION SPUMIGÈNE CHEZ LES LARVES DES CERCOPIDÆ.

CLAUS (84) écrivait à propos des « *Cicadellidæ* » : « Les larves de beaucoup d'espèces (*Aphrophora*) s'enveloppent dans une boule d'écume qui sort sans doute de l'anus » (op. cit., p. 892). Cette « boule d'écume », connue, en beaucoup de pays, et l'on peut dire depuis l'antiquité, sous le nom populaire de « crachat de coucou », FABRE (00) l'a caractérisée dans son style imagé : « La cicadelle, dit-il, se couvre d'une mousseline dont l'intestin est en partie le manufacturier.

« Cette méthode nous ramène à l'industrie de l'habitant du lis, le ver fienteur qui se fait immonde casaque; mais qu'il y a loin de son monceau d'ordure sur l'échine au matelas gazeux de la cicadelle » (op. cit., p. 228).

Cette « mousseline » est blanche comme lait. Les bulles de l'écume, à un stade donné de la vie larvaire, sont assez uniformément calibrées.

Sur les Saules, la production est due exclusivement, dans nos pays, aux larves d'*Aphrophora salicis* DE GEER; sur les plantes basses et sur une multitude d'arbustes, surtout dans les jardins (*Weigelia*, *Carpinus*, *Symphoricarpos*, etc., etc.), à *Ptyelus spumarius* L.; dans les endroits marécageux et de bruyère, à *Ptyelus lineatus* et *P. minor*. *Triecphora vulnerata* est rare à Gemert, et à Enghien (Belgique) : je l'ai cherché en vain dans la dernière de ces deux localités.

Aphrophora alni fabrique sa mousse sur les hautes herbes, au voisinage et plus exactement au-dessous des Aunes (voir Note V). Chez cette espèce, l'amas globuleux de bulles est particulièrement peu développé; il couvre à peine les larves; mais il est beaucoup plus visqueux que chez les autres espèces, au point qu'on peut, avec quelque habitude, le reconnaître du premier coup d'œil.

En deux paragraphes nous établirons : 1° la provenance intestinale de la grande masse liquide de l'écume; 2° la provenance malpighienne de son principe visqueux. Nous ajouterons un troisième paragraphe sur les organes qui servent à la confection des bulles, et un quatrième sur le rôle biologique du « crachat de coucou ».

Provenance intestinale de la grande masse liquide de l'écume.

J'ai observé la formation par la larve de l'amas d'écume, à la loupe et sous les grossissements faibles du microscope.

Je crois pouvoir décrire comme suit l'apparition et la manutention du liquide dont la larve édifie son abri.

Des larves de *Cercopidæ*, après avoir été tenues trente minutes à sec, sont remises à sucer des branches de leur plante préférée; elles laissent bientôt couler, par l'anus, un flot liquide continu, tout différent, comme manière d'être, des gouttelettes que les adultes projettent loin d'eux. L'excrétion forme au bout de quelques minutes une goutte, claire comme rosée, qui tantôt s'attache sur le dos, tantôt passe à la face ventrale de l'abdomen, tantôt apparait d'emblée et reste à l'extrémité anale. L'animal finit souvent par en être entièrement submergé : c'est dire le volume de liquide. Cependant l'insecte fait subir aux anneaux abdominaux les élongations et rentrées d'un tube de télescope [1]. Soudain, une bulle apparait au bout de l'abdomen, lequel est souvent, à l'instant, hors du bain. L'abdomen se recourbe aussitôt vers le support tout humide déjà, pour y déposer cette bulle. Puis l'abdomen se relève et une seconde bulle est *pondue* toute formée, comme la première. Après celle-ci, une troisième et d'autres se succèdent sans interruption, à intervalles très rapprochés et réguliers, jusqu'à couvrir l'insecte, qui suce toujours, d'un « matelas » d'écume blanche,

[1] Ces manœuvres peuvent ménager des dépressions dans le contenu du rectum, comme l'affirme GRUNER, et déterminer ainsi des appels du liquide intestinal pour le faire sortir par flots successifs; mais elles ne sont pas nécessaires à la production des bulles, puisque souvent elles cessent quand celles-ci se montrent.

suivant le mot de Fabre; cet ensevelissement est l'affaire de quelques minutes. Mais le mouvement haut et bas de l'abdomen continue jusqu'à ce que l'extrémité ait peine à émerger. Il se transforme alors en un mouvement gyratoire permettant aux bulles de naitre sur le côté et en dehors du crachat pour les y incorporer ensuite. Enfin, la Cicadelle cesse de travailler, mais non pas de sucer, et la déjection anale finit par couler à la base de l'édifice mousseux, le long du support, comme avant le soufflage des bulles. La larve ne fait mousser qu'une partie de ses déjections liquides, à leur sortie même de l'anus [1].

La rapidité avec laquelle les larves construisent leur écume répond bien, pour l'apport de liquide anal qu'elle suppose, à l'abondance des gouttelettes pleines de l'adulte. Ratte (85), cité par Signoret (85), rapporte que 60 *Aphrophora Goudoti*, espèce malgache, peuvent excréter, en 1/2 heure, un litre de liquide clair. Les *Mimosa*, infestés par les larves d'*Ampleus mirabilis*, dégouttent d'un liquide écumeux au point que le sol est couvert de flaques. Dans des proportions plus modestes, nos *Aphrophora salicis* arrivent à faire « pleurer » les Saules, et en gouttes limpides. Deux *Triecphora* ont donné, en 24 heures, cinq centimètres cubes de liquide. Un rameau plongeant dans l'eau par sa base se flétrit, au-dessus du point de saignée, incomparablement plus vite que si on ne le garnit pas de suceurs.

Il n'est guère concevable, d'ailleurs, que la quantité de liquide nécessaire à la confection d'un abri mousseux soit élaborée en si peu de temps par quelque glande, alors que la déjection anale fournit un matériel si abondant.

On peut nourrir des larves avec des rameaux à demi-fanés qu'on renouvelle, mais sans les mettre tremper dans l'eau. Les larves se portent bien; seulement quand elles essaient de mousser, tout au plus peuvent-elles produire quelques bulles avortées. Elles manquent de matière première.

Enfin Gruner (01), ayant établi des larves d'*Aphrophora* et de *Philænus* sur des plantes arrosées et tout injectées de chlorure de lithium, découvrit que la sécrétion spumeuse, brûlée à la flamme d'un Bunsen, donnait le spectre du lithium.

(1) D'après ce que nous avons dit plus haut du filtre et du rein d'accumulation médiintestinaux, on peut ici remarquer, mieux que Fabre même n'a pu le faire, de combien la Cicadelle laisse derrière elle, en fait de propreté, le *Crioceris* du lis. Son abri est d'eau presque pure, à laquelle se mêle seulement un peu d'une substance visqueuse dont nous verrons la provenance.

On se souvient de plus que l'écume, dans les expériences de succion de bleu de méthylène, se montrait parfois légèrement colorée en bleu, comme le rectum.

Origine malpighienne du principe visqueux de l'écume.

Il faut qu'un principe visqueux se mêle au liquide anal pour qu'il puisse mousser et donner des bulles persistantes. Car l'écume des *Cercopidæ*, comme Fabre l'a fort bien noté, dure très longtemps. Elle sèche même sans s'affaisser; en sorte qu'on peut retrouver des abris larvaires solidifiés, sur les feuilles et les tiges. J'ai conservé en tube de l'écume recueillie en grande quantité et séchée au soleil.

D'où vient ce principe visqueux?

Fabre (00), qui a étudié la composition de la partie plus liquide des « crachats de coucou » de *Ptyelus spumarius*, y soupçonne des traces d'albumine; cette albumine viendrait de la plante (où elle abonde) : « perfectionné » dans le canal digestif et lancé par l'intestin..., quelque produit albuminoïde pourrait bien donner au liquide l'aptitude à se gonfler en mousse » de longue conservation » (op. cit., p. 232).

Remarquons seulement, pour le moment, qu'il n'est pas probable que des albuminoïdes végétaux passent de la bouche à l'anus sans être entièrement digérés, surtout d'après ce que nous savons de la digestion et de l'élimination de l'eau de sève.

D'autres auteurs cherchent le principe visqueux dans des sécrétions glandulaires. Guilbeau Braxton (08) indique les glandes de Batelli pour *Aphrophora parallela* Say, *Lepyronia quadrangularis* Say et *Clastoptera proteus* Fitch. Ce sont des glandes hypodermiques situées dans la région pleurale des somites abdominaux 7e et 8e existants [1], autrement dit sur les 3e et 4e segments à compter de l'extrémité de l'abdomen. Dans la région indiquée, la cuticule, sans poils, est percée d'une multitude de pores minuscules régulièrement espacés. Sous la cuticule ainsi perforée, on trouve un épithélium dont les cellules ont beaucoup de traits de ressemblance avec les cellules cirières des Abeilles : elles sont hautes, avec un gros noyau bien granuleux; le protoplasme est, lui aussi, fort granuleux autour du

[1] Si vraiment il y a eu disparition d'un premier anneau abdominal pendant l'embryogenèse, il faudrait dire les 8e et 9e segments.

noyau, plus hyalin à la périphérie. Sur les confins de la plage glandulaire, les cellules passent insensiblement au type hypodermique banal. Les cellules décrites montrent, chez l'adulte, des signes de dégénérescence ([1]). L'auteur affirme que leur sécrétion, bien qu'elle ressemble à la cire d'abeille, n'est pas soluble dans l'alcool et se gonfle dans l'eau. Ce serait un mucilage qui, mélangé à la production anale, servirait à consolider les bulles. La preuve en serait que, une fois cautérisées les plages glandulaires, les insectes ont beau sucer, émettre du liquide anal et exécuter les élongations abdominales, ils ne produisent plus de mousse. De plus, le soufflage du liquide anal des larves cautérisées ne soulève plus de bulles, comme pour les insectes intacts. On peut répondre que la cautérisation doit avoir déterminé une secousse opératoire inhibant les sécrétions utiles au crachat.

Fabre (00), de son côté, n'a jamais pu soulever en écume la partie liquide des « crachats » de Cicadelles même intactes. Comment accorder les deux observateurs?

Je n'ai pu constater dans mes essais, aucun gonflement appréciable, dans l'eau, des plaques blanchâtres que l'on détache facilement des régions indiquées. D'autre part, ces régions correspondent parfaitement à la place qu'occupent les glandes cirières les plus importantes chez les homoptères ciriers comme *Flata* (*Fulgoridæ*) étudié par E. Bugnion et N. Popoff (07); il faut pourtant noter que ces auteurs disent que la cire de *Flata*, comme la cire blanche de Chine, dégage à la flamme une odeur de corne brûlée. Ce serait de la cire, mais de la cire tout au moins mêlée d'albuminoïdes.

Porta, enfin (1901), attribue aussi une sécrétion cireuse aux glandes de Batelli, ce que les récentes observations de Šulc (11) confirment pleinement ([2]).

Que si ces glandes dégénèrent chez l'adulte, Gruner (01) en suggère

([1]) Guilbeau Braxton discute au long l'idée de Morse (1900), qui a pris les excréta de ces cellules pour des houppes respiratoires, auxquelles en effet elles ressemblent un peu à première vue.

([2]) Le manuscrit de ce travail était sur le point d'être envoyé à l'impression, lorsque j'ai pu prendre connaissance de l'important travail de Šulc paru en novembre dernier.

Suivant cet observateur, le principe visqueux, qui doit s'ajouter au liquide anal, est un savon alcalin dérivé de l'acide cérotique. Celui-ci serait mis en liberté par action d'une enzyme intestinale (cérotinase?) sur le produit cireux des glandes de Batelli.

La principale critique de ces vues, c'est qu'elles ne tiennent aucun compte de l'anatomie interne, ni de l'état physique du liquide (filant) et de l'écume desséchée (feutrée).

Les réactions sur lesquelles s'appuie l'auteur ne sont pas infirmées par ces remarques. Il se peut qu'il y ait en effet formation d'un produit savonneux aidant à la formation des bulles.

une raison. C'est que leur sécrétion cireuse était destinée à protéger le bout de l'abdomen qui souvent émerge de la mousse. Ce même auteur affirme que cette sécrétion est soluble dans l'alcool.

J'ajouterai que les bulles apparaissent nettement à l'extrémité abdominale, avant que le liquide anal ait pu être en contact avec les glandes en question.

Berlese, lui (09, p. 539), rapporte aux glandes de Batelli, chez *Aphrophora spumaria*, la production intégrale de la substance écumeuse. On pourrait reprendre, à l'encontre de cette opinion, les objections faites à celle de Guilbeau, en particulier la dernière.

Même difficulté à l'opinion de Porta (1901), qui voit, lui aussi, dans l'écume d'*Aphrophora spumaria* le produit exclusif de glandes, mais distribuées sur tout le corps et non plus localisées ; nous ne nous arrêterions pas plus longtemps, si l'auteur ne nous donnait les résultats d'expériences chimiques dont nous aurons à tenir compte. D'après Porta, si le produit de ces glandes peut mousser, c'est très vraisemblablement qu'il renferme une substance mucilagineuse; outre ce constituant essentiel, on trouve encore, dans la formation, du carbonate de calcium dissous à la faveur d'anhydride carbonique, et un sel organique de potassium. Pas de matière albuminoïde ni de sucre.

Les résultats de Gruner (01) sont aussi intéressants. Il nie la présence du sucre dans la mousse d'*Aphrophora* Germ. et de *Philænus* Stål, tout en rapportant les exemples contraires d'autres genres. Il exclut aussi l'albumine. Il constate la présence de la ptyaline et lui attribue le rôle de « principe visqueux » dans le « crachat de coucou ». Il a reconnu que le liquide anal est alcalin, sans pouvoir se prononcer sur les sels inorganiques y contenus.

A l'analyse, il trouve dans le « crachat » : 99,48 % d'eau; 0,14 % de matière organique et 0,38 % de matière inorganique; dans la sève : 94,57 % d'eau; 3,83 de matière organique et 1,61 d'inorganique.

Ces données montrent combien il est vrai de dire que la déjection anale est de l'eau presque pure; la balance des matières organiques dans la sève et dans la mousse affirme l'efficacité du dispositif intestinal pour retenir les principes nutritifs; enfin, il faut reconnaître que le principe visqueux est peu abondant, puisqu'il n'est qu'une fraction de la portion infime de matières organiques contenue dans le « crachat de coucou ». Quant à la présence de la ptyaline dans le liquide anal et à son rôle de substance

visqueuse, l'auteur est sagement prudent dans ses conclusions : « Es ist nicht ausgeschlossen, dit-il, dass dieses identisch mit FABRES « principe visqueux » und die Ursache der zähklebrigen Consistenz des Kuckuchspeichels ist » (op. cit., p. 26). Ses expériences, au point de vue de la méthode, sont d'ailleurs inattaquables; et nous n'en contesterons pas les résultats. Mais il est difficile de dire avec GRUNER que cette ptyaline est descendue des glandes salivaires à travers un très long intestin, sur lequel le système de la gouttière, du segment conique et de l'aller de l'anse forme un véritable piège à albuminoïdes fermé par l'étranglement et les lacets de la poche. De plus, cette ptyaline, à supposer qu'elle ne soit pas employée à l'extérieur du corps de l'animal, ainsi qu'il arrive souvent pour la sécrétion salivaire des insectes, n'aurait-elle pas rencontré son usage dans le tractus intestinal? Enfin, c'est une fonction commune à bien des cellules animales de fabriquer de la ptyaline.

D'ailleurs, la présence de cette diastase n'exclut évidemment pas celle d'autres corps visqueux. Les observations suivantes tendent à prouver qu'il y a dans la mousse des *Cercopidæ* une substance albuminoïde proprement dite. Nous verrons plus loin que cet albuminoïde est élaboré par la partie renflée des tubes de Malpighi.

1. *Présence d'un albuminoïde dans le crachat.* Le résultat négatif des expériences de GRUNER pour la recherche des albuminoïdes dans le « crachat de coucou » est peut être dû à ce que l'auteur aura soumis la mousse aux réactifs sans la débarrasser du liquide qui l'imbibe et s'en écoule, nous l'avons vu, en assez grande quantité.

Je transcris les procès-verbaux d'expériences faites successivement : 1° sur la portion liquide du « crachat »; 2° sur la masse débarrassée de la grande partie liquide, mais fraiche; 3° sur la mousse abattue par l'éther, tamisée et concentrée; 4° sur la mousse fondue, filtrée et concentrée; 5° sur la mousse séchée au soleil.

J'ai opéré sur la mousse d'*Aphrophora salicis*, l'une des espèces étudiées par GRUNER. Elle a l'avantage de fabriquer des amas spumeux assez volumineux. Il est facile, pourvu qu'ils soient abondants, d'en prélever les parties bien blanches, exemptes de toute impureté visible à l'œil nu. Je faisais la récolte dans des éprouvettes. L'adhérence de la mousse aux parois permettait de renverser ces tubes et d'obtenir ainsi la décantation et l'égouttement rapide du liquide. Il est probable qu'une partie de la mousse fon-

dait, car les bulles jeunes sont moins résistantes, comme on peut le constater dans la confection même du crachat. Mais ce n'était là qu'une élimination favorable de parties dans lesquelles le principe visqueux était précisément peu concentré.

On ne peut évidemment exiger des réactions aussi vives que sur des albuminoïdes massifs ou sur des floculations pures.

1° *Partie liquide de la formation spumeuse.* Réactif de Millon : résultat négatif. On ne réussit, par insufflation d'air, qu'à faire des bulles qui crèvent aussitôt.

2° *Ecume fraîche.* Réactif de Millon : néant. Un essai d'insufflation ne soulève que de grosses bulles qui crèvent. Les petites bulles, produites mécaniquement, durent longtemps.

3° *Mousse égouttée, puis abattue par l'éther et tamisée.* On a tamisé sur une gaze fine. Les 40 cmc. ainsi nettoyés ont été concentrés à une douce chaleur, bien au-dessous du point d'ébullition, et réduits à 1 cmc.

Pendant la concentration : apparition de flocons gris clair, passant ensuite au gris sombre, puis noirâtres, un peu cendrés. Ils apparaissent dès le premier moment de la chauffe et tendent à former au fond de la capsule un sédiment sans aucune consistance : les flocons ainsi précipités sont insaisissables à l'aiguille et aux pinces; ils se brisent et se dissipent sans plus se reformer.

Après refroidissement, il reste un liquide épais, gris, tenant en suspension des flocons brun clair, en partie profonds, surtout superficiels, avec résidu du sédiment gris noir. Celui-ci a pris de la consistance.

Au microscope : le sédiment gris noir, après cinq heures, montre beaucoup de bactériacées (*Coccus* et bâtonnets très courts, avec spores); il y a des *Protococcus* en colonies. Cristaux et concrétions mal formées.

Le dépôt floconneux montre d'abondantes concrétions incolores, et une multitude énorme de Bactériacées où les *Coccus* dominent.

Essai du réactif de Millon sur la moitié du liquide concentré (0 ^{cmc}5) : à l'ébullition, le mélange mousse; la mousse est nettement rosée; puis cette nuance disparaît dans l'agitation, et il reste quelques flocons à peine rouge brique. La réaction n'est donc pas négative; mais la couleur caractéristique est voilée par la couleur terreuse du mélange.

4° *Mousse égouttée, puis fondue et filtrée.* La fonte de la mousse a donné 16 cmc. de liquide. Filtration sur papier fin; le filtrat est limpide, peu ou point teinté de jaune. Réduction au volume de trois quarts de cmc. à une douce chaleur.

Pendant la chauffe, pas de floculation au sein du liquide comme dans l'essai précédent. (Ces flocons étaient probablement dus au mode différent de purification par tamisage.)

Un dépôt brun clair encrasse seulement les parois de la capsule découvertes au fur et à mesure de la concentration et par suite probablement surchauffées.

La réaction du biuret, essayée d'après les indications de Frédericq (92), les réactifs ayant été éprouvés d'abord sur l'albumine, donne un résultat négatif. De même la réaction de Gulezda, essayée d'après Dopp et Gautié (09).

Le filtre lui-même, en revanche, se colore nettement en violet lavé dans l'essai du biuret. Il semble que des albuminoïdes ont empesé légèrement les mailles du papier.

5° *Mousse séchée au soleil*, après avoir été recueillie avec un soin particulier pour éviter les corps étrangers. Les manipulations ont été faites sur des flocons sur porte-objet et par ondées de réactifs comme pour des coupes.

Le réactif de Millon, à froid, colore nettement les flocons en rose. A l'ébullition, le flocon se lave. Un second essai donne le rose en un quart d'heure.

Pour la réaction du biuret : un flocon est mis dans SO^4Cu en tube à essai. Le réactif pénétrant mal à cause de l'air enfermé dans les mailles du flocon, on laisse une nuit. Passage rapide à l'eau. Passage à la soude à 10 $^0/_0$ sur porte-objet. Un violet sombre apparaît.

La réaction de Gulezda aboutit à une coloration jaune peu marquée, mais nette.

A la flamme, odeur de laine brûlée; charbon léger, assez abondant.

Un flocon laissé dans l'alcool absolu pendant cinq heures n'est altéré ni dans ses contours ni dans ses dimensions.

L'acide acétique donne à la mousse séchée une légère teinte jaunâtre.

Sur l'eau pure, les flocons persistent indéfiniment. Au bout de six jours du moins, ils ne sont pas altérés.

En somme, les réactions classiques des albuminoïdes ne sont négatives qu'avec la partie liquide de l'écume. Avec l'écume elle-même, plus celle-ci est condensée, plus les résultats sont positifs.

Quel peut-être l'albuminoïde? On peut attribuer une part de la solidité des bulles aux bactériacées que nous avons observées dans la mousse et dont les glaires renforceraient la viscosité du milieu; à moins que leurs colonies ne vivent en partie aux dépens du principe visqueux émis par la larve. En tout cas, il n'est pas douteux que le principe visqueux, en grande partie albuminoïde, provient, pour la grosse part, de la larve. Il est facile d'observer que la larve, avant de se mettre à *pondre* des bulles, laisse parfois couler sur le support un liquide visqueux et filant comme glaire qui lui empêtre les pattes, surtout si, dans le trépignement continuel qui agite l'animal, elles vont toucher le bout de l'abdomen; ce liquide se distingue aisément de l'eau anale presque pure.

La larve semble bien ne pas émettre la sécrétion filante d'une façon

continue. On s'explique ainsi que le liquide du crachat ne soit pas du tout filant, alors que la mousse ressemble à de la salive, et aussi pourquoi l'eau d'égouttement ne donne rien au réactif de MILLON, tandis que la mousse se montre albumineuse. FABRE (00) avait déjà noté la consistance différente des deux parties de l'amas mousseux.

Après dessiccation naturelle, on ne peut manquer d'être frappé de l'éclat soyeux que prend la mousse des *Cercopidæ*. Sans doute, certains de ces abris larvaires ont alors un aspect grumeleux, dû à la présence de carbonate de calcium assez abondant; et ceci est surtout remarquable dans l'écume au sein de laquelle les *Ptyelus* ont fait leur dernière mue. Mais, même sur ces dépôts, s'étale une pellicule brillante, argentée et feutrée, tendue parfois comme les plis d'une étoffe soyeuse, parfois étalée comme une nappe.

De ces observations se dégage l'impression d'un produit analogue à la soie, d'une espèce de fibroïne que la larve mêlerait au liquide intestinal.

Le mélange serait soufflé en bulles à l'instant même où, expulsé du rectum, il arrive au contact de l'air et commence à se coaguler. La coagulation non seulement donne à chaque bulle sa consistance, mais elle colle les bulles entre elles.

II. *D'où provient ce « principe visqueux »?* On n'a pas oublié le grand changement qui survient, chez l'adulte des *Cercopidæ*, dans la partie proximale apparente des tubes de Malpighi; de turgescente qu'elle était chez la larve, elle s'affaisse jusqu'à prendre l'aspect des lacets malpighiens de la poche. C'est une région glandulaire qui cesse de fonctionner pour devenir un simple conduit d'évacuation des régions excrétrices distales. Il suffit, en effet, de se reporter à ce que nous avons dit sur l'histologie de cette région et aux FIG. 26 et 27 pour se convaincre du caractère glandulaire de cette région chez la larve.

La disparition, chez l'adulte de tous les *Cercopidæ* étudiés, d'un aspect glandulaire très particulièrement prononcé, entre tous les homoptères supérieurs, dans cette famille, indique à l'évidence que cet aspect est lié à une fonction non moins particulière aux larves de ces Insectes. Or, de fonction spéciale aux larves des *Cercopidæ*, on n'en voit point d'autre qui puisse avoir trait aux tubes de Malpighi ainsi transformés, que la fonction spumigène. La matière première de l'écume étant fournie par le rectum, les tubes de Malpighi dégorgent à point le contenu de leur tronçon glandulaire juste à la sortie de la poche dont le dispositif est destiné à re-

cueillir la grande partie liquide de l'aliment. Bien mieux, la disposition et la structure des tubes de Malpighi eux-mêmes dans la poche favorise au plus haut point le mélange d'un principe glandulaire malpighien destiné à donner à l'eau intestinale la viscosité nécessaire pour mousser, puisque les lacets qu'ils forment ne peuvent que servir, de par l'état de leurs parois, à multiplier les voies de filtration ; une grande partie, et peut-être la plus considérable, du torrent anal passe donc par ces lacets malpighiens ; on voit dès lors combien facilement la sécrétion malpighienne se mêlera à l'excrétion anale, puisqu'elle arrive dans l'intestin déjà fort diluée par une fraction importante de cette excrétion. Bien plus, la sécrétion glandulaire malpighienne, à cause de sa densité même, doit aider à l'évacuation aqueuse, par appel osmotique à travers les parois des lacets ; le filtre ventriculaire est, de ce fait, transformé pour partie en dialyseur.

Cette dilution à deux degrés, dans les lacets de la poche d'abord, puis dans l'intestin postérieur, n'est d'ailleurs pas inutile ; lorsque, dans les dissections de larves, la partie renflée des tubes de Malpighi, accident fréquent, éclate par gonflement osmotique, on voit son contenu se prendre aussitôt en masses filamenteuses qui rappellent tout à fait, mais en plus épais, la viscosité qui empêtre parfois la larve avant la confection des bulles; bien mieux, la sécrétion sort parfois comme un moulage des tubes. On observe ces phénomènes non seulement lorsque l'eau de dissection n'est pas assez salée, mais aussi, et très souvent, lorsqu'on passe au formol à 5 °/₀ pour le montage sans coloration, ou même lorsque après fixation on arrive au picro-carmin de Ranvier.

La consistance du contenu glandulaire des tubes de Malpighi rappelle bien fort celle que prend la soie de *Bombyx mori* quand on l'extrait artificiellement des glandes. Elle se prend en masse sur le moment.

Ajoutons enfin l'aspect hérissé des noyaux de la région glandulaire que nous étudions. N'y aurait-il pas là un acheminement lointain vers les noyaux si ramifiés des glandes séricigènes de *Bombyx mori* et d'autres Insectes?

Ces deux faits et l'aspect de la mousse desséchée donnent l'idée de tubes de Malpighi séricigènes. Les cas analogues ne sont pas inconnus, et la multiplication même des exemples de pareille adaptation, en rendant la chose moins extraordinaire, devient un argument.

Maude (02) apporte l'exemple de *Sisyra* (*Hemerobiidæ*) et signale celui d'*Osmylus*, insecte voisin de *Sisyra*. Chez ces deux types, c'est la ré-

gion moyenne des tubes malpighiens larvaires qui se différencie en glande à soie; les noyaux y sont ramifiés comme « the singular branched nuclei characteristic of silk gland cells in the caterpillar and other insects » (op. cit., p. 623).

On connaît les données successives de VON SIEBOLD et STANNIUS (49), de MEINERT (89), de GIARD (94), de RENGEL (08) et de LOZINSKI (11) sur la soie du cocon des *Myrmeleon* et les discussions au sujet de son origine malpighienne ou rectale. Alors qu'on plaçait le siège de la sécrétion dans la paroi du rectum, MEINERT ne vit dans cet organe qu'un réceptacle où s'accumulerait la soie sécrétée par les tubes malpighiens qui « cessent complètement ou en partie de remplir leur fonction habituelle, à savoir d'éliminer l'urine, pour se transformer en vaisseaux soyeux » (op. cit., p. 18). Il infère cela de ce qu'il n'a pu découvrir d'autres glandes en relation avec la filière.

GIARD revient à l'idée de VON SIEBOLD et des « anciens observateurs », parce que, dit-il, « il est impossible que ce contenu, déversé par les ouvertures proximales des tubes, arrive dans la filière par l'intestin terminal qui, chez la larve, est un canal plein au-dessous du point où les 8 tubes de Malpighi débouchent dans le voisinage de l'estomac » (op. cit., p. 100).

RENGEL, étudiant *Myrmeleon formicarius*, tranche la question et se prononce pour MEINERT; il apporte un dessin (op. cit., fig. 2) qui montre nettement la communication des tubes de Malpighi avec l'intestin terminal 12 jours après l'achèvement du cocon; bien que, pour une larve non encore développée cette communication ne soit pas figurée, l'auteur en suppose l'existence. Il faut d'ailleurs remarquer, avec RENGEL, que l'intestin est oblitéré seulement au-dessus du débouché des vaisseaux malpighiens, à la fin de l'intestin moyen, mais « an der Stelle, wo die Malpighischen Gefässen einmünden, erhält der Darm wieder ein Lumen » (op. cit., p. 2). GIARD semble avoir vu incomplètement.

LOZINSKI reprend à fond toute la question. Il établit que tous les huit tubes de Malpighi sont glandulaires dans leurs parties libres. Leur débouché se fait au-dessous du tronçon intestinal fermé chez la larve.

MAC DUNNOUGH (99) rapproche la larve de *Myrmeleon* de celle de *Chrysopa perla* qu'il étudie. Sa fig. 17 renseigne suffisamment sur la communication entre le « Dünndarm » et les tubes de Malpighi; cet auteur nie la présence, dans le premier organe, d'aucune cellule sécrétrice, « sekretalsondernden Zellen » (op. cit., p. 346). Comme chez *Myrmeleon*, le médiin-

testin est absolument coupé de l'intestin grêle et par le même mode d'obturation du dernier tronçon médiintestinal que chez *Myrmeleon*. Comme chez *Myrmeleon* encore, c'est la partie proximale des tubes urinaires qui assume le rôle séricigène; - die vorderen verästelte Kerne besitzen und als Spinndrüse funktionieren - (op. cit., p. 340), dit-il en citant Lurié (1897), dont il confirme les observations sur ce point précis. La ressemblance est assez grande avec les *Cercopidæ*. Mais tandis que chez *Chrysopa perla* et *Myrmeleon* c'est seulement vers la dernière mue que la partie glandulaire des tubes malpighiens devient fonctionnelle, autrement dit aux approches de la formation du cocon, chez les *Cercopidæ*, au contraire, comme il s'agit de procurer à la larve un abri fragile qui doit durer depuis l'éclosion jusqu'à la dernière mue, les tubes de Malpighi regorgent de leur sécrétion du début de la vie larvaire à la fin. Il y a là un parallélisme à noter et qui a valeur d'argument.

Maude et Mac Dunnough insistent sur le caractère ramifié des noyaux des cellules malpighiennes devenues séricigènes; chez les *Cercopidæ*, ils sont au moins hérissés de piquants. Dans les deux cas, ils perdent la forme sphérique ou ovale qu'ils possèdent dans les tubes excréteurs ordinaires.

Chez l'adulte, la portion glandulaire disparait comme telle et ressemble, dès lors, pour *Chrysopa perla* à la partie proprement malpighienne de la larve.

La transformation des tubes excréteurs en glandes séricigènes parait donc assez répandue parmi les Névroptères.

La même spécialisation se présente chez la larve d'un Coléoptère, *Lebia scapularis* (*Carabidæ*); et c'est encore le tronçon proximal qui devient glandulaire (Silvestri, 1905, cité par Berlese, 09).

Les exemples précédents et les remarques qu'ils suggèrent appuient singulièrement les idées émises plus haut sur le rôle de la partie glandulaire des tubes de Malpighi larvaires chez les *Cercopidæ* et sur la nature soyeuse de leur sécrétion. En sorte que nous pouvons voir dans l'écume des cicadelles une sorte de cocon permanent, de constitution tout à fait particulière, d'autant que certaines espèces n'en sortent qu'à l'état adulte. Seulement la soie, au lieu de se prendre en fils massifs, joue le rôle d'un principe visqueux permettant de soulever en bulles le liquide anal formé d'eau presque pure. Les bulles mobiles et légères se substituent aux mailles d'un lourd tissu.

Organes servant à la confection des bulles.

Beaucoup d'auteurs se sont occupés du mécanisme qui sert à souffler les bulles de l'écume des *Cercopidæ*. Plusieurs ont attribué un rôle essentiel aux bourrelets latéraux des tergites VIII et IX. Ces bourrelets, se recourbant comme tous ceux des autres segments à la face ventrale, arrivent à se rejoindre sur la ligne médiane. Il se forme ainsi sous l'abdomen une cavité aplatie de haut en bas, dont le plancher fendu en long est composé des bourrelets des IXe et X^e^ segments, et le plafond du sternite abdominal correspondant. Cette pochette, comme l'appelle GRUNER (01) qui la décrit soigneusement, est fermée à l'avant par la partie proximale des bourrelets du septième segment [1].

FABRE (00) voyait là un soufflet. Les deux lames formées par les bourrelets du IXe tergite s'ouvrent dans l'air et s'y referment, prélevant ainsi un certain volume d'air, qui, expulsé, par aplatissement du récipient, au sein du liquide anal, soulèvera une bulle. Ceci n'est pas conforme à mes observations : les larves « pondent » leurs bulles hors du liquide.

GRUNER rappelle que les trachées de la dernière paire ont leurs stigmates dans la pochette. Pour lui, le liquide intestinal pénètre dans cette cavité, et l'expiration trachéale le fait lever en une bulle qui est expulsée.

D'autres réduisent « la pochette » à n'être plus qu'une cuiller qui, en se fermant dans l'atmosphère, y prélèverait de l'air pour l'immerger [PORTA (01), p. 921], ou l'introduire [GIRAULT (04), p. 45] simplement, sans le souffler, dans le liquide. GUILBEAU (08) parle aussi d'air lâché dans le liquide, sans violence.

Pour GIRAULT, les pattes achèvent, « par leur agitation alternative », de mélanger mécaniquement avec l'air « le fluide (qui) coule lentement d'un point voisin de l'ouverture anale ». Il est difficile de voir dans les mouvements lents et rares des pattes un moyen de fouetter de l'écume.

Outre les mouvements d'ensemble de l'abdomen dont nous avons parlé

---

(1) ŠULC (11) a étudié plus complètement, chez *Philænus lineatus*, l'ensemble des bourrelets abdominaux, qui forment, d'après lui, un canal respiratoire. L'auteur est du reste d'accord pour admettre, comme GRUNER, la possibilité d'une obturation, au moins occasionnelle, à hauteur du VIIe segment.

p. 55 [1], on peut remarquer un mouvement propre aux deux derniers somites X et XI, qui forment à eux deux un petit cône dont la pointe est dirigée en arrière. Cet organe est établi au milieu de la collerette formée par le tergite IX et ses deux bourrelets et fendue sur la ligne médiane ventrale. Les deux somites exécutent dans leur étroite enceinte un mouvement gyratoire régulier, en s'appuyant constamment à la paroi. C'est lorsqu'ils passent en face de la fente qu'une bulle jaillit de cette fente. Le cône pivotant enferme entre les deux lèvres de la fente et sa propre paroi, toutes humectées par l'excrétion anale, un petit volume d'air, pour l'expulser ensuite au-dehors, en s'appuyant, au passage, à la paroi flexible et fendue [2]. Ainsi expulse-t-on des bulles lorsque, les deux mains mouillées d'eau de savon et appliquées paume contre paume, on les rapproche soudain.

Gruner (01) attache une grande importance, pour la confection des bulles, à la position que prend la larve laissée à elle-même, tête en bas. C'est, d'après lui, grâce à cette circonstance que le liquide intestinal peut pénétrer, en coulant, dans la pochette. Or cette position n'est pas reprise toujours par les larves qui, après avoir été dérangées, se remettent à faire de l'écume. Sur les branches basses de Saules, qui sont pendantes, la grande majorité des larves ont la tête logée au fond de l'aisselle des feuilles ou des rameaux secondaires, et l'abdomen vers le sommet de la branche; elles ont donc en réalité la tête en haut. Des larves rapportées sur des Saules pleureurs prennent, pour écumer, la même position sur les rameaux les plus jeunes.

Et de fait, les deux derniers somites sont si courts que le liquide anal peut facilement les humecter, ainsi que la collerette qui les entoure, par simple capillarité, dans n'importe quelle position de l'abdomen.

[1] Ces mouvements ne peuvent produire l'effet d'un fouet à crême « Schaumquirl » comme le voulait Hanow (1880-90), cité par Gruner (01), p. 12 : ils sont trop lents. La sortie des bulles est bien accompagnée par une gyration de l'abdomen, comme l'a vu Poupart (1705), cité par Gruner (01), p. 11 mais c'est pour rapporter les bulles sur l'écume déjà faite et non pour les produire que l'abdomen entier s'agite.

[2] Fiebrig (08) a etudié la larve d'un Buprestide du Paraguay, *Pachyscelus*, qui fabrique aussi de la mousse. Cette larve s'attaque aux feuilles de *Sapium glandulosum* (Aubl.) Müll., Euphorbiacée, dont il dévore le tissu en palissade, et respecte l'épiderme. Le suc caoutchouteux de la plante sert de matière première. Pour le mettre en mousse, la tête de l'insecte joue comme un piston qui peut s'invaginer dans les premiers anneaux du corps. Le suc est exprimé à travers les stomates de la feuille ; les bulles se forment au passage dans ces filières. Si on rapproche de la fente des stigmates la fente de la pochette ventrale des *Cercopidæ*, et du piston de *Pachyscelus* le petit cône formé par les deux derniers somites abdominaux, on remarquera que les deux appareils se ressemblent fort.

Signification biologique du « crachat de coucou ».

Protection de la larve. Fabre (00), Gruner (01), Hinde et Poulton (06), et beaucoup de leurs prédécesseurs et successeurs considèrent l'amas d'écume des *Cercopidæ* comme une abri protecteur.

Les naturalistes ne citent que quelques rares ennemis qui attaquent la larve dans son écume (Gruner, op. cit., p. 31 et suivantes).

Les Fourmis ne pénètrent pas dans l'écume. Elles s'en retirent avec précipitation, et parfois avec peine, si elles s'y sont engluées. De grands *Panorpa* y succombent.

Les larves de *Cercopidæ* elles-mêmes éprouvent une certaine répugnance ou hésitation à entrer dans un amas d'écume qu'elles n'ont point édifié, bien que souvent on trouve dans un même « crachat » des collaborateurs de diverses espèces; ceci est même ordinaire entre *Aphrophora alni* et *Ptyelus spumarius;* la première espèce occupe la base des hautes herbes, la dernière, les sommités : les rencontres sont faciles.

D'autre part, la larve de cicadine est agile dans son écume tant qu'elle tient la branche ou la feuille, et tout autre insecte aurait peine à l'y poursuivre. Quant aux oiseaux, ils trouvent quelque difficulté à picorer la larve, puisqu'ils ne la voient pas. Le bout de l'abdomen qui émerge souvent de l'écume ressemble, par suite de la situation et de la position de l'insecte, à une pointe de bourgeon englué.

Enfin il est remarquable que l'écume n'est fabriquée, parmi les homoptères supérieurs, que par des larves qui ne sautent pas, et dont les adultes sautent. Or le saut est un moyen de protection. Il semble que l'écume remplace ce moyen d'échapper aux ennemis, comme le fait remarquer Gruner.

En tout cas, il est certain que ces larves, dont les téguments abdominaux sont assez mous, peuvent se garantir, par leur écume, contre les ardeurs du soleil.

Les mues larvaires se font dans le « crachat de coucou », comme en témoignent les dépouilles qu'on y trouve. Mais la dernière mue se fait tantôt dedans, tantôt dehors, suivant les espèces.

Ptyelus spumarius aménage une grande chambre, au milieu de son amas d'écume, où le jeune adulte étale et sèche ses ailes. Il n'est pas rare d'y trouver des adultes de couleurs tout à fait foncées. J'en ai observé un

qui resta ainsi caché pendant douze heures. Très souvent, on retrouve ces amas mousseux de dernière mue éventrés, après le premier bond de l'insecte. On peut, en balayant avec précaution les petites bulles qui couvrent la grande bulle centrale, assister à la mue entière, à moins que la grande bulle ainsi découverte ne crève par évaporation du liquide ou par échauffement et dilatation du contenu [1]. Il ne s'agit pas là d'une fonte de la partie centrale de l'écume, comme semblent le suggérer Amyot et Audinet Serville (43), d'après De Geer, en disant que les insectes font « évaporer et dessécher l'écume qui les touche immédiatement » (op. cit., p. 564). Il semble plutôt que la grande bulle est soufflée; car les « crachats » de dernière mue sont plus gros, et, du premier coup d'œil, on peut ainsi les reconnaitre. La protection larvaire s'étend donc absolument à toute la vie larvaire pour les *Ptyelus*.

Il en va autrement pour *Aphrophora salicis* et *A. alni*. A la mue, les larves de ces deux espèces sortent de l'écume et vont, pour prendre un point d'appui, planter leur suçoir, à découvert, sur les feuilles et les rameaux, ou bien entre les fils du treillis des cages. C'est une lacune dans la protection larvaire, à un moment critique [2].

Respiration dans l'écume. Des larves immergées, non pas dans le liquide provenant de la fonte de l'écume, mais dans l'écume même recueillie en grande quantité, y meurent bien plus vite que si elles sont maintenues à sec, bien qu'à l'abri de la dessiccation, dans un tube : elles meurent noyées.

Pour respirer, la larve écumeuse peut sans doute utiliser l'air enfermé dans les bulles [3]; mais l'oxygène de ce milieu pneumatique sera vite épuisé; aussi l'insecte fait-il émerger de l'amas le bout de son abdomen, ainsi que Gruner l'a remarqué (01, p. 18); l'air pénètre dans la pochette,

(1) Šulc (11) a fait la même observation sur *Ptyelus lineatus*.

(2) Une larve de *Ptyelus*, chassée de son écume au moment où elle l'aménageait pour la dernière mue, ne put mener à bien le dépouillement de sa livrée larvaire.

(3) Si l'on agite, en tube fermé, 5 cmc d'écume avec un égal volume d'eau de chaux fraiche et limpide jusqu'à tombée de la mousse, le mélange devient légèrement opalescent. Deux gouttes d'acide acétique ajoutées ne modifient guère la transparence, mais donnent pourtant lieu à un faible dégagement de bulles gazeuses partant du fond. Il y a de l'anhydride carbonique, mais peu abondant. Le trouble du réactif est dû surtout à la mise en suspension de petits corpuscules. Nous n'avons donc pas là une atmosphère bien confinée.

et, par là, arrive aux stigmates de la dernière paire (1). Le rôle respiratoire de la pochette qui est constituée en partie par les bourrelets des tergites rapproche ces organes des deux prolongements qui, chez *Nepa* et *Ranatra*, forment un tube permettant à ces insectes de respirer sans sortir de leur milieu liquide, et, à en juger par ce que nous avons vu plus haut, ce genre de conduits d'air est aussi nécessaire aux *Cercopidæ* pour vivre dans leur écume qu'à ces hémiptères aquatiques pour vivre dans l'eau.

CHAPITRE V.

RÔLE EXCRÉTEUR DE LA PARTIE VARIQUEUSE DISTALE DES TUBES DE MALPIGHI.

Alors que la partie proximale des tubes de Malpighi, fort active durant la période larvaire, ne conserve, chez l'adulte, que l'aspect et le rôle tout passif de conduit excréteur, la région variqueuse distale présente une remarquable constance durant toute la vie de l'insecte.

Elimination de substances injectées dans la cavité générale.

Cette partie est excrétrice et fonctionne comme telle aussi bien chez la larve que chez l'adulte. Il est facile de le mettre en évidence par la méthode des injections physiologiques telle que Kowalewsky (1889-93) et Cuénot (95) l'ont pratiquée.

J'ai expérimenté avec le vert d'iode, le bleu de méthylène B, l'indigocarmin et la fuchsine acide. Les couleurs étaient employées à l'état de solutions concentrées dans l'eau pure. Les animaux n'ont jamais paru souffrir de l'insufflation, à l'aide d'un tube de verre effilé, d'une gouttelette de ces solutions dans la cavité générale (2).

L'apparition des colorants dans la région bosselée des tubes suit en général de très près l'opération, bien que l'intervalle varie un peu avec les espèces et avec les colorants, et aussi, naturellement, avec l'état physiolo-

(1) On voit par la note de la page 67 la correction que les données de Šulc apportent à celles de Gruner : le *canal respiratoire* distribue l'air à tous les stigmates.

(2) J'ai fait des constatations parfaitement concluantes, et concordant avec l'ensemble des autres, chez des individus bien vivants, jusqu'à 11 et 19 heures après des injections poussées au point de distendre fortement l'abdomen.

gique des individus. Cinq minutes après l'injection d'indigo-carmin, on peut voir les tubes de Malpighi bleutés dans leur partie variqueuse. Au bout de 30 à 40 minutes pour *Ptyelus spumarius*, *Pt. lineatus*, *Aphrophora salicis* et *A. alni*, les canalicules intracellulaires dont nous avons parlé sont parfaitement moulés, ainsi que la lumière du tube elle-même, par la couleur excrétée. On observe facilement la continuité de ces canalicules avec la lumière. En vue superficielle, aussi bien que sur coupes (¹), l'ensemble des canalicules offre l'aspect, FIG. 28, de buissons plantés sur la lumière du tube et parfaitement individualisés dans chaque cellule. Jamais le protoplasme n'est coloré en bleu diffus; l'indigo-carmin passe donc sous une forme incolore (leuco-dérivé). Ces données se vérifient à tous les stades de l'insecte.

Le courant d'évacuation des excréta fait déjà descendre le colorant, au bout de 20 à 25 minutes, dans la région proximale des tubes malpighiens. Chez la larve, le bleu est naturellement très voilé par l'accumulation de la sécrétion; mais il passe néanmoins par la lumière étroite en donnant par transparence une teinte bleue à l'ensemble. Chez l'adulte, on le voit teinter plus ou moins, car souvent il chemine par paquets, les différents points du même tronçon réduit; jamais il n'y met en évidence de canaux intracellulaires; les cellules anciennement sécrétrices ne paraissent donc pas fonctionner comme excrétrices. L'ensemble des lacets malpighiens donne à la région ventrale de la poche, FIG. 7*l*, un aspect dont nous avons déjà tiré argument pour préciser dans une certaine mesure la place qu'ils occupent dans les replis de l'épithélium ventriculaire. Enfin la coloration du contenu de l'intestin postérieur lui-même achève de démontrer, aussi bien chez la larve que chez l'adulte, le rôle excréteur normal des tubes de Malpighi, dans leur partie variqueuse.

La *fuchsine acide* passe très vite. Le meilleur moment pour l'examen des résultats vient 10 à 20 minutes après l'injection. Rien n'est coloré à l'ouverture de l'abdomen; mais si on ajoute une goutte d'acide acétique à l'eau de dissection, on voit se colorer en rouge intense les tubes de Malpighi en entier, la poche et l'intestin postérieur. Au bout de trois quarts d'heure, la réaction ne se manifeste plus que sur la poche et l'intestin pos-

(¹) Pour arriver à pratiquer des coupes dans ce matériel sans enlever le colorant, j'ai suivi la technique suivante : fixation à l'alcool absolu, xylène avec vésuvine, paraffine, collage des coupes au collodion de SCHAELLIBAUM. La vésuvine, un peu poussée, donne un fond jaune suffisant pour dessiner le contour des coupes d'organes et des cellules.

térieur : l'évacuation s'achève. La décoloration de la fuchsine acide est en rapport, comme on le sait, avec l'alcalinité des organes qu'elle traverse.

Le *vert d'iode* semble ne pas s'éliminer par les tubes de Malpighi; tous les essais que j'en ai faits ont eu un résultat négatif (1).

Le *bleu de méthylène B*, au contraire, colore fortement les cellules excrétrices, mais sans plus dessiner les buissons de canalicules intracellulaires, si nets avec l'indigo-carmin. Il s'agit ici d'une coloration protoplasmique. Diffuse ou en grains? je n'ai pu l'établir. Ce bleu prend aussi sur l'intestin, même sur les régions qui n'étaient pas affectées par les colorants précédents, mais avec une teinte beaucoup plus lavée et moins tenace que sur la région bosselée des tubes de Malpighi. Il semble qu'il s'agisse là d'une coloration superficielle.

Il est à noter que les ampoules terminales des tubes de Malpighi se montrent le plus souvent inactives dans l'excrétion des colorants. L'excrétion paraît d'ailleurs d'autant plus marquée que l'on se rapproche davantage de la poche.

Le retour de l'anse n'échappe naturellement pas à la coloration fugace du bleu de méthylène B; mais jamais il n'a réalisé aucune excrétion de ce corps, ni d'indigo-carmin, ou de fuchsine-acide, ou de vert d'iode.

En sorte que la fonction excrétrice des tubes de Malpighi n'est pas moins active chez la larve que chez l'adulte. Ils abandonnent seulement en grande partie au retour de la boucle médiintestinale l'évacuation habituelle de certaines substances particulièrement abondantes chez la larve; mais ils retiennent la fonction dépuratrice générale, au moins quand il s'agit de substances introduites artificiellement dans l'organisme. A cette division du travail l'animal gagne au moins que la sécrétion soyeuse, qui emprunterait autrement la même voie d'évacuation que les substances en question, sera plus pure et exempte de réactions qui pourraient l'altérer. Les déchets emmagasinés dans la boucle, à l'écart des voies où circulent les matériaux de la mousse, ne gênent pas l'insecte dans l'édification de son abri léger.

De fait, l'accumulation rénale du médiintestin n'est évacuée en masse,

(1) Le tissu adipeux, dont l'étude ne viendrait qu'en marge de ce travail, s'est montré coloré par le vert d'iode 40 minutes après l'injection. On se souvient qu'il se colore aussi en vert dans les expériences de succion pratiquées avec le bleu de méthylène B et suffisamment prolongées.

nous l'avons vu, qu'à la fin de la période larvaire, quand l'animal, cessant de fabriquer des bulles, abandonne parfois au sein de la mousse qu'il déserte des amas grumeleux de calcaire plus ou moins importants (¹). Passé ce moment, le retour de la boucle n'a plus une bien grande activité excrétrice. Non pas que les tubes de Malpighi cumulent alors l'évacuation de tous les déchets ; mais peut-être le rein médiintestinal cesse-t-il d'être un rein d'accumulation pour devenir un appareil dépurateur continu ; peut-être aussi le carbonate se fait-il moins abondant dans l'organisme.

Pigments naturels des tubes de Malpighi.

La région glandulaire, peu après la dernière mue, passe, en se réduisant, du blanc de lait au blanc gris banal des tissus non pigmentés. Chez les *Ptyelus*, chez *Triecphora vulnerata* et *Ampleus mirabilis*, c'est aussi la teinte de la partie excrétrice. Au contraire, les deux *Aphrophora* étudiés présentent des segments bosselés fortement colorés, aussi bien chez la larve que chez l'adulte (²). La teinte se fonce un peu seulement chez ce dernier. Elle est généralement brun rougeâtre chez *A. salicis*, brun violacé chez *A. alni* (³). Les pigments sont diffus dans la masse du protoplasme; ils sont aussi concentrés sur des corpuscules que nous étudierons bientôt. Quant aux ampoules terminales, elles sont le plus souvent incolores; si elles sont pigmentées, elles ne le sont jamais que très peu.

Excréta naturels.

Les tubes de Malpighi ne présentent dans la lumière aucun contenu figuré, et il m'a été impossible d'y déceler jamais l'acide urique ou des urates.

(¹) On peut du moins interpréter ainsi l'aspect grumeleux de certains amas de mousse séchée et leur disparition dans les acides.

(²) Le pigment se conserve dans les liquides fixateurs. C'est ce qui me permet d'affirmer que les tubes de Malpighi, chez *Ampleus mirabilis*, ne sont pas colorés, bien que je n'aie pu examiner, de cette espèce, que du matériel conservé.

(³) Il semble que les pigments passent, au moins à certains moments intéressants, dans le tube digestif. Chez deux adultes tout jeunes (âgés de un à deux jours) d'*Aphrophora salicis*, j'ai trouvé la boucle médiintestinale et l'intestin postérieur, comme aussi d'ailleurs la région glandulaire des tubes de Malpighi, colorés en violet clair.

Placés entre les nicols croisés, les tronçons de tubes ne donnent aucun indice d'illumination.



FIG. 13*t*bis. — Grains contenus dans la partie bosselée des tubes de Malpighi. *Aphrophora salicis*. Gross. : 900.

Après dilacération, on trouve de rares particules d'aspect détritique, dont aucune non plus ne s'illumine.

Aucun corpuscule cristallisé dans la lumière; pas de contenu qui rappelle celui des vaisseaux urinaires ordinaires.

Chez les larves d'*Aphrophora* on aperçoit, dans les lambeaux, des grains arrondis chargés de pigment, FIG. 13*t*bis; les corpuscules de plus grande taille sont aussi les plus abondants. Pas de mouvement brownien, même pour les plus petits.

HCl fait disparaître les granules et diffluer le pigment qu'ils portent, tandis que des bulles gazeuses apparaissent, relativement moins nombreuses que lorsqu'on opère sur le retour de la boucle. Cette réaction, répétée sur un tube entier, l'éclaircit complètement.

Les corpuscules signalés, qui sont intracellulaires et qui seuls peuvent représenter des excréta visibles, semblent être encore formés, au moins en partie, de carbonate de calcium. La présence de ce carbonate malpighien si peu abondant n'infirme en rien les considérations que nous avons faites sur le rôle préservateur de toute impureté rempli par le retour de la boucle médiintestinale par rapport à l'écume et sur l'atténuation de la fonction excrétrice des tubes de Malpighi occupés en partie à la fonction glandulaire.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE.

Avant de passer à l'étude des familles d'homoptères supérieurs autres que les *Cercopidæ*, il semble utile, même pour motiver la seconde partie du travail, de ramasser en quelques lignes ce que nous a appris l'étude physiologique et anatomique des tubes digestif et malpighiens chez les *Cercopidæ*.

Tous les faits acquis apparaissent groupés autour de la protection de la larve et concourent, organes ou fonctions, directement ou indirectement à la confection de la mousse qui lui sert d'abri. D'abord, les tubes de Malpighi sont détournés de leur fonction excrétrice habituelle pour produire l'élément important de cette mousse, le principe visqueux et soyeux qui lui donne sa consistance; le matériel grossier, la grande masse aqueuse, est

fourni par l'intestin : ce sont les excréments; l'abondance du liquide n'est que la conséquence du mode de nutrition des *Cercopidæ* et de la nature de leur aliment : se nourrissant de substances diluées dans l'eau de sève, ils doivent en ingérer de grandes quantités.

D'autre part, comment assurer la digestion dans un courant si abondant et donc si rapide? La solution se trouve dans le « recessus » de la boucle médiintestinale, tronçon du tube digestif mis hors circulation grâce au dispositif de la poche, et dont la gouttière, le segment conique et l'aller de la boucle forment une partie. Par ailleurs la fonction d'excrétion, au défaut de ses organes ordinaires, les tubes de Malpighi, pourra être remplie par l'autre partie de cette boucle écartée, celle qui, faisant retour à la poche, s'oriente vers les issues évacuatrices de l'organisme.

Parmi les homoptères supérieurs, les larves des *Cercopidæ*, disons mieux d'une partie des *Cercopidæ*, sont seules connues jusqu'ici pour fabriquer de la mousse larvaire. Or, les dispositions anatomiques et fonctions physiologiques que nous venons de récapituler ne leur sont pas toutes spéciales. On peut même dire qu'aucune, à proprement parler, n'est absolument étrangère à tous les autres homoptères. Il ne s'agit donc pas de rechercher maintenant quelles sont, parmi ces dispositions et ces fonctions, celles qui caractérisent les insectes spumeux; mais bien plutôt tâcherons-nous de mieux apprécier, par comparaison avec les autres familles de Cicadines, la perfection avec laquelle ils réalisent le système d'ensemble que nous savons; nous rencontrerons, en dehors des *Cercopidæ*, tous les degrés d'imperfection (au bas de l'échelle, il ne faut plus parler que de vestiges) non seulement dans les dispositions qui fournissent à la larve les matériaux de l'écume, mais aussi dans celles qui assurent à la larve et à l'adulte une meilleure utilisation de leur aliment aqueux.

L'adulte des *Cercopidæ* est déjà fort dégradé, si l'on peut s'exprimer ainsi, et pour cause, en comparaison de la larve, par la disparition totale de la partie séricigène des tubes de Malpighi. Mais chez d'autres homoptères nous verrons s'atténuer ou même disparaitre aussi le dispositif qui permet une digestion plus parfaite, c'est-à-dire la poche, alors que d'autres points, par exemple le caractère glandulaire des tubes de Malpighi, montreront une constance et même une accentuation remarquables.

REMARQUE SUR CERTAINS CERCOPIDÆ A COQUILLE.

Avant de passer à l'étude que nous venons d'annoncer, il ne sera pas hors de propos de signaler une *exception* partielle parmi les *Cercopidæ* (le terme paraît justifié par le petit nombre des espèces; nous verrons bientôt que l'exception n'est pas absolue) au point de vue de la production d'écume. Il a paru préférable de ne pas renvoyer cette note à la fin du travail, parce que les insectes dont il est question, tout en paraissant à première vue s'éloigner du type décrit plus haut, peuvent fort bien en réalité s'y réduire.

Guilbeau (08) écrivait : « Autant qu'on peut le savoir, tous les membres de cette famille s'entourent d'une sécrétion pareille dans laquelle ils passent leur vie nymphale » (op. cit., p. 783). La prudence de cette formule était justifiée; car des *Cercopidæ* australiens, du groupe des *Aphrophoridæ* et du genre *Ptyelus*, avaient déjà été signalés par Ratte (84), qui s'abritent durant leur vie larvaire, jusqu'à la dernière mue exclusivement, dans des coquilles droites ou hélicoïdales. D'après l'auteur, ces abris sont formés de calcaire et d'une matière chitineuse, « chitinous matter » (op. cit., p. 1166), qui sert de liant.

Mais au moment de la dernière mue, et c'est en ceci que l'exception n'est pas absolue, la larve sort de sa coquille « in the middle of a frothy mass of water like the cuckospit *(Aphrophora spumaria* Linn.), and shortly after leaving its skin, appears in the shape of imago » (ibid.).

Les analogies du matériel de la coquille avec celui de l'écume sont manifestes : le calcaire, qui semble caractériser surtout la première, abonde aussi dans la seconde, et la « chitinous matter », si le terme est pris avec une certaine élasticité, peut bien n'être que la substance fibroïnique.

Il serait intéressant de vérifier si les tubes de Malpighi possèdent une partie glandulaire bien caractérisée, et cela pendant toute la période larvaire ou seulement, comme chez *Chrysopa perla*, à la fin, vers la dernière mue. Dans le premier cas, leur sécrétion pourrait aider à la formation de la coquille; dans le second, au moins la mousse de la dernière mue serait en tout l'homologue de celle des *Cercopidæ* européens.

Ratte indique, comme origine du carbonate de la coquille, la sève des Gommiers sur lesquels vivent les *Ptyelus* en question. Je ne pense pas que l'auteur entende affirmer que ce corps est prélevé directement sur la sève

et appliqué à la construction de la coquille. Voici son texte : « The lime which enters into the composit of the shell is evidently provided from the sap of the tree, and, according to Professor W. A. Dixon, the stems and leaves of gum trees are rich in lime » (op. cit., p. 1166). Ce calcaire ne serait-il pas le résultat de l'excrétion médiintestinale dont l'activité serait portée à un degré extraordinaire, en rapport avec la quantité extraordinaire de carbonate contenu dans l'aliment? Au lieu d'une expulsion seulement après la dernière mue (et l'expulsion en masse de cette période pourrait d'ailleurs aussi avoir lieu), ce produit de désassimilation serait émis de façon plus ou moins continue ou fréquente, et servirait à la formation de l'abri. En ce cas, les *Ptyelus* à coquille ne seraient que des suceurs de plantes plus outillés que nos *Cercopidæ*, ou, si l'on veut, plus spécialisés dans l'utilisation avantageuse d'un aliment particulièrement riche en carbonate de calcium.

DEUXIÈME PARTIE.

Tube digestif et tubes de Malpighi dans les familles d'Homoptères supérieurs autres que les Cercopidæ

Cette seconde partie consistera surtout à signaler des différences notables par rapport à la famille des *Cercopidæ*.

Cette manière de procéder, outre l'avantage de la brièveté, aura aussi celui de mieux marquer la dégradation progressive du système intestino-urinaire si bien adapté dans cette famille à la digestion des sucs végétaux et à la production de la mousse larvaire.

Pour plus de commodité dans l'étude, nous séparerons les *Fulgoridæ* des autres familles non spumigènes.

Parmi ces familles, certaines tribus s'éloignent extrêmement du terme de comparaison; mais aucune ne s'en éloigne autant que les *Fulgoridæ*. Et cependant, même chez ces derniers, on peut retrouver quelques traits de l'organisation typique des *Cercopidæ*.

GROUPE I. — CICADIDÆ, MEMBRACIDÆ, SCARIDÆ, ULOPIDÆ, PAROPIDÆ, JASSIDÆ.

De toutes les familles énumérées dans ce titre, c'est la dernière qui a été surtout travaillée. C'est du reste la plus importante dans nos régions; elle avait en définitive un intérêt particulier, par la multiplicité de ses espèces, dans une étude consacrée précisément à retracer les variations d'un type général d'organisation.

Voici les principales espèces utilisées :

Cicadidæ :		*Cicada plebeja* Scop.	Midi de la France.
		Tettigia orni L.	id.
		Cryptotympana pustulata Fabr.	Chine.
M mbracidæ :		*Gargara genistæ* Fabr.	Gemert.
		Centrotus cornutus L.	France centrale.
Scaridæ :		*Ledra aurita* L.	Gemert.
Ulopidæ :		*Ulopa reticulata* Fabr.	id.
Paropidæ :		*Megophthalmus scanicus* Fall.	id.
Jassidæ. —	*Bythoscopini* :	*Bythoscopus flavicollis* L.	Gemert.
		Idiocerus adustus H. S.	id.
		I. lituratus Fall.	Enghien (Belgique).
		I. confusus Flor.	Gemert.
		Macropsis lanio L.	id.
		Pediopsis virescens Fabr.	id.
	Tettigonini :	*Euacanthus interruptus* L.	id.
		Tettigonia viridis L.	id.
	Acocephali :	*Acocephalus striatus* Fabr.	id.
	Jassini :	*Allygus modestus* Fieb.	id.
		Athysanus obsoletus Kirschb.	id.
		A. plebejus Zett.	id.
		Cicadula sexnotata Fall.	id.
		Deltocephalus multinotatus Bohem.	id.
		Deltocephalus (*Minkii* Fieb.?)	id.
		Thamnotettix dilutior Kirschb.	id.
		T. 4-notatus Fabr.	id.

Typhlocybini :	*Alebra albostriella* Fall.	Gemert.
	Chlorita flavescens Fabr.	id.
	Erythria aureola Fall.	id.
	Eupteryx concinna Germ.	id.
	Kybos smaragdulus Fall.	id.
	Typhlocyba candidula Kirschb.	id.
	T. cruenta H. S.	id.
	T. sexpunctata Fall.	id.

La note complémentaire VI donnera, sur ces espèces, quelques renseignements biologiques.

Le groupe le moins suivi est la famille des *Scaridæ*, représentée dans nos pays par le seul *Ledra aurita*. Je n'en ai trouvé qu'un individu ; il a du moins fourni les points de comparaison essentiels. Les autres espèces sont, en général, plus abondantes, et, à ce titre, plus favorables aux recherches. En somme, tous les groupes systématiques de cicadines représentés en Europe ont pu être explorés.

Évidemment, on ne peut avoir la prétention d'avoir exploré par dissections et par coupes toutes les espèces énumérées, aussi complètement que celles des *Cercopidæ*. Il faudra donc préciser l'extension des recherches sur chaque point. L'allure d'étude comparée adoptée pour cette partie du travail favorisera cette précision : le premier chapitre, sur le tube digestif, ne sera même, à proprement parler, qu'un ensemble de notes groupées sous leurs titres naturels, et se référant, par comparaison, à ce que nous avons vu chez les *Cercopidæ* ; les tubes de Malpighi, surtout par leurs particularités anatomiques, fourniront matière à un second chapitre plus autonome.

Nous insisterons sur les types suivants des différentes sous-familles de *Jassidæ* : *Tettigonia viridis* (*Tettigonini*), *Idiocerus adustus* et *Macropsis lanio* (*Bythoscopini*), *Acocephalus striatus* (*Acocephali*), *Athysanus obsoletus* (*Jassini*) et *Kybos smaragdulus* (*Typhlocybini*). Les autres types étudiés n'apporteront que des confirmations sur les points importants. Même dans les espèces que nous venons de citer, il convient de faire une place à part à *Tettigonia* et à *Kybos* dont l'étude a été plus poussée.

Un fait biologique, tout négatif, domine la comparaison que nous ferons de ces insectes avec les *Cercopidæ* : les larves ne font pas d'écume. Nous verrons le retentissement de ce fait dans les traits les plus caractéristiques de la structure du tube digestif et des tubes de Malpighi.

CHAPITRE I.

TUBE DIGESTIF.

Dans le groupe qui nous occupe, le tube digestif reste, dans les grandes lignes, assez semblable à ce qu'il était chez les *Cercopidæ*.

Ici, comme là, il s'agit de digérer le même aliment extrêmement aqueux et d'évacuer des excréments liquides fort abondants. Et de fait, chez *Tettigonia viridis*, insecte de la taille de *Ptyelus*, on peut compter, pendant la succion et dans les moments qui suivent, une gouttelette de 1 m/m environ de diamètre par minute. L'appareil digestif restera donc le même dans l'ensemble. Nous constaterons pourtant des modifications considérables dans le dispositif si important, et pour ainsi dire central, de la poche. On ne sera pas surpris que nous insistions un peu plus sur ce point quand nous y viendrons.



FIG 14*t*. — *Kybos smaragdulus*. — Gr. : 22.
i_1, i_2, boucle médiintestinale : — m_1, m_2, tubes de Malpighi allant directement de la poche au carrefour *ca* (dessiné à part d'après une autre préparation) ; — m_3, m_4, tubes de Malpighi avec anses distales ; — *r*, tractus musculo-trachéens ; — *ip*, intestin postérieur ; — *œs*, œsophage.

Œsophage.

En général, l'œsophage est au moins aussi dilaté et dilatable que chez les *Cercopidæ*. Il est pourtant remarquablement ténu, surtout en comparaison de la dilatation ventriculaire, dans la sous-famille des *Typhlocybini (Jassidæ)*, FIG. 14*t*. Chez *Tettigonia viridis*, on peut suivre assez facilement la cuticule chitineuse jusqu'au proventricule. Il en est de même parmi les principaux *Jassini* étudiés. L'œsophage de *Tettigonia*, par ses plis et ses dilatations successives, rappelle assez l'aspect de celui d'*Ampleus mirabilis* ; il est plus souple d'ailleurs encore que dans cette espèce. Partout la valvule œsophagienne est plus ou moins bien développée ; elle est parfaitement symétrique chez *Kybos smaragdulus* : nous verrons l'explication de ce fait au paragraphe du médiintestin. Partout aussi la valvule est placée immédiatement au-dessus de la dilatation ventriculaire, et dans ses plis s'ouvre la poche, quand celle-ci est bien développée.

Médiintestin.

Chez toutes les espèces étudiées, le médiintestin dessine une boucle en ramenant sa partie postérieure sur sa propre partie antérieure; c'est, avec la division de cette boucle en deux régions, le seul trait morphologique absolument constant.

Poche.

Ses variations sont considérables. Aussi développée et compliquée, et construite sur le même modèle jusque dans le détail, chez les *Tettigonini* (*Tettigonia viridis*) [1], que chez les *Cercopidæ*, on la voit s'atténuer plus ou moins dans les autres types, jusqu'à disparaître chez les *Typhlocybini*.

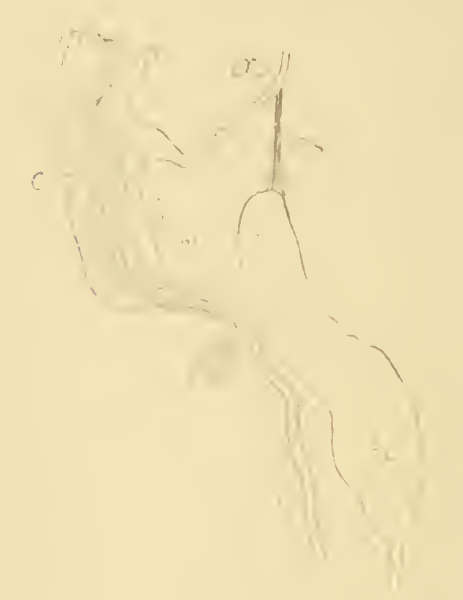


Fig. 15*t*. — *Tettigia orni*, dissection de la poche. — Gr. : 4.
g, région où se logent les lacets médi. intestinaux, *c*, et malpighiens, *m*; — i_2, partie distale du médiintestin; — *ip*, intestin postérieur; — *ms*, muscle suspenseur; — *œs*, œsophage; — *sc*, segment conique; — *rp*, région pylorique.

Les formes intermédiaires et la forme extrême de dégradation sont seules intéressantes. De *Tettigonia*, il suffit, pour être complet, de dire que son appareil filtrant est constitué comme celui des *Cercopidæ*. Nous n'y reviendrons pas.

Chez *Acocephalus* (*Acocephali*), la complexité s'atténue déjà beaucoup. Chez *Athysanus* (*Jassini*) et les autres types, la simplification est plus ou moins grande.

Morphologie. — Chez les deux premières espèces et plus encore chez les autres, la poche, quand elle existe, a une tendance marquée à prendre la forme d'une toque à deux cornes qui coiffe le

(1) Dans une courte note publiée dans la Revue Russe d'Entomologie, à la date du 16 novembre 1910, et intitulée : « Contributions à l'anatomie comparée des Cigales et de *Tettigonia viridis* L. », Gadd donne un schéma rudimentaire de « l'estomac intestiniforme » chez *Cicadatra arta* (*sic*; sans doute *atra*). Il y représente très nettement le lacet médiintestinal de la poche avec ses deux points d'entrée et de sortie. Et l'auteur, dans son texte, étend à *Tettigonia viridis* ces éclaircissements donnés sur ses propres idées antérieures. Chez cet insecte, dont l'anatomie est, « à (sa) connaissance, restée complètement inconnue » (op. cit., p. 210), le canal digestif est semblable

segment conique; par une des deux cornes entrent la branche de retour de l'anse et les tubes de Malpighi, par l'autre sort le rectum. Cela est particulièrement visible chez *Idiocerus adustus* et *Athysanus obsoletus*, FIG. 16_t.

Les *Cicadidæ*, FIG. 15_t, nous l'avons vu dès le début de ce travail, offrent un type tout à fait à part. La poche ne fait pas hernie, pour ainsi dire, sur le tractus intestinal. Au contraire, le tronçon antérieur du médiintestin *g* recourbé vers le haut, à la face dorsale duquel elle s'allonge et s'aplatit entre la base de l'œsophage et le muscle suspenseur du ventricule, est beaucoup moins dilaté que le segment conique qui vient après le point d'attache de ce muscle. Cette poche est d'ailleurs relativement simple.

Naturellement, les dimensions de la poche sont en rapport avec la simplification de son contenu.

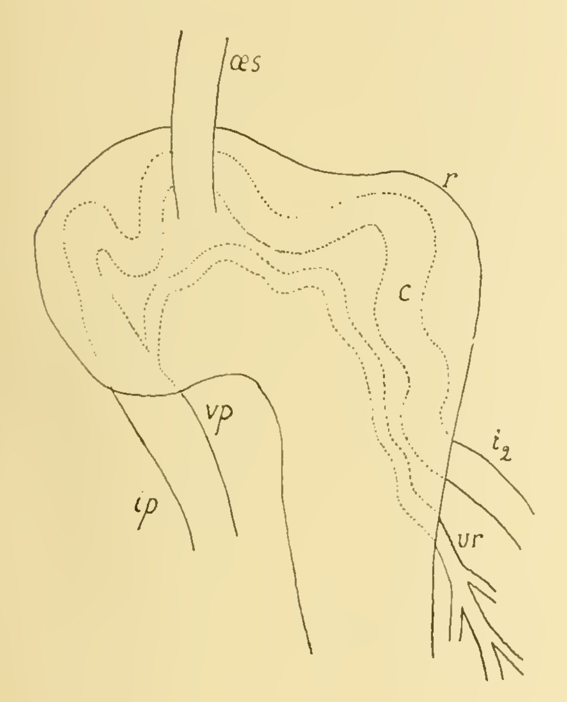


FIG. 16*t* — *Athysanus obsoletus*; schéma de la région ventriculaire.
ur, uretère; — *vp*, valvule pylorique; les autres lettres comme FIG. 9*t*.

ANATOMIE. — Cette simplification résulte de deux faits principaux : 1° les lacets médiintestinaux et malpighiens sont moins développés en longueur et 2° les tubes de Malpighi eux-mêmes peuvent être réduits en nombre, comme nous le verrons, dans leurs parties proximales, plus encore que chez les *Cercopidæ*.

Si l'on se reporte à la FIG. 16_t, que nous avons déjà signalée en passant, on constate dans ce schéma de reconstitution de la poche d'*Athysanus obsoletus (Jassini)* que le retour de l'anse i_2, entré dans la poche, n'y dessine qu'un petit

à celui des cigales vraies. Le mémoire présent montrera que la comparaison, pour juste qu'elle soit, n'en doit pas moins n'être poussée qu'avec discrétion.

Telles quelles, du reste, et surtout avec le schéma donné par l'auteur, les nouvelles idées de GADD sur le tube digestif de *Cicadatra* apportaient un heureux confirmatur aux données exposées, à l'encontre de ses idées antérieures, dans une note que j'avais publiée avec mon Maître, J. PANTEL, en janvier 1910. Il y était du reste expressément question de *Tettigonia viridis*, sous la dénomination « *Cicadellidæ* », à propos du tube digestif, et sous son nom spécifique lui-même, à propos des tubes de Malpighi.

nombre de sinuosités *c*, pour en ressortir bientôt sous la forme de l'intestin grêle, *ip*. C'est bien essentiellement le même dispositif que chez les *Cercopidæ*, mais combien simplifié. Les tubes de Malpighi sont réunis en un uretère *ur* qui ne développe guère, lui non plus, ses lacets.

Les autres cicadines du groupe que nous étudions, à part les *Cicadidæ*, oscillent autour de ce type réduit : les *Acocephali* (*Acocephalus striatus*) tendent à un peu plus de complication; les *Jassini* autres que *Athysanus*, les *Bythoscopini* avec *Idiocerus adustus*, FIG. 17_t, puis les *Membracidæ* avec *Gargara*, FIG. 24_t, les *Scaridæ*, les *Ulopidæ*, les *Paropidæ* tendent plutôt vers l'atténuation encore plus grande du complexe. Chez *Thamnotettix 4-notatus*, la poche comprend une montée et une descente du médiintestin sous la recouvrante, sans plus.



FIG. 17*t*. — *Idiocerus adustus*, jonction de l'uretère *ur* avec le médiintestin i_2, au-dessus de la région pylorique *vr*; le dessus de la poche a été enlevé. — Gr. : 20.

ip intestin postérieur; — *cr*, crosse du médiintestin au sommet de la poche; — *œs* œsophage; — *sc*, segment conique.

Quant aux *Typhlocybini*, sous-famille des *Jassidæ*, ils forment, à ce point de vue, un groupe tout à fait à part et assez compact. Leur poche consiste tout au plus, comme chez *Alebra albostriella*, FIG. 20_t, en un accolement assez intime entre l'extrémité postérieure de l'anse i_2 et la partie tout à fait antérieure du médiintestin *g*. Ailleurs, cette attache est extrêmement lâche, comme chez *Typhlocyba candidula*, FIG. 19_t, *T. sexpunctata* et *Kybos smaragdulus*, FIG. 14_t. Des tractus musculaires, *r*, que l'on peut regarder comme les vestiges de la recouvrante, relient simplement les deux régions extrêmes du médiintestin ainsi mises en contact; la région distale i_2 fait un coude brusque, dernier vestige des lacets, avant de descendre vers l'extrémité anale pour passer bientôt à l'intestin postérieur *ip*. Le tronçon médiintestinal de descente des *Cercopidæ* subsiste donc; mais il n'est plus accompagné par les tubes de Malpighi que sur une très faible hauteur, à la retombée de courbe qu'ils décrivent eux-mêmes vers le haut. On les voit, FIG. 18_t, *m*, déboucher dans l'intestin à des niveaux légèrement différents, au-dessus de la valvule pylorique qui se loge

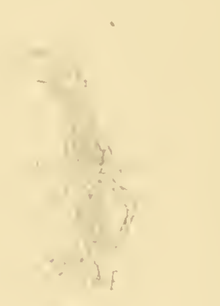


FIG. 18*t*. — *Kybos smaragdulus*, jonction des tubes de Malpighi *m* avec l'intestin moyen i_2, avant son passage à l'intestin postérieur *ip*; — *ur* uretère; — *vr*, valvule pylorique. — Gr. 53.

dans un renflement notable, *vr*; deux d'entre eux, comme pour les *Cercopidæ*, confluent en un uretère. Le point de jonction est haubané sur le coude et sur l'œsophage par les tractus musculaires dont nous avons parlé.

Dans cet état de dégradation ultime, la poche garde donc un caractère anatomique qu'on retrouve absolument partout. *C'est l'intestin grêle qui se dégage, mais il ne prend aucune part à la structure de la poche*, si simple ou compliquée qu'elle soit; partout aussi le débouché des tubes de Malpighi se place immédiatement au-dessus de la valvule pylorique, donc avant le passage du médiintestin à l'intestin postérieur.

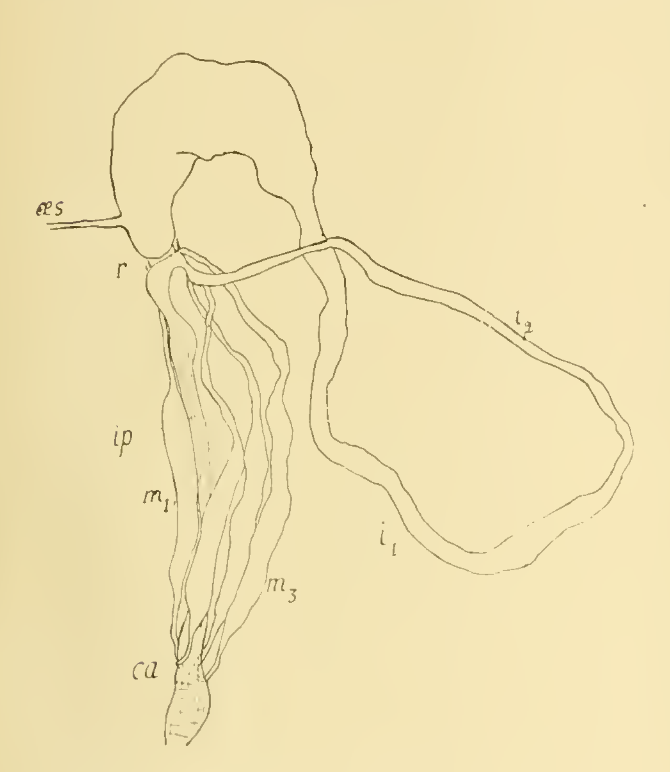


FIG. 19*t*. — *Typhlocyba candidula*. — Gr. : 30. Même légende que FIG. 14*t*.

C'est pourquoi il suffit, chez *Tettigonia*, *Idiocerus*, *Acocephalus*, *Athysanus*, *Macropsis*, etc., de tirer sur l'intestin grêle, *ip*, près de sa sortie de la poche, pour amener aussitôt dehors les extrémités malpighiennes proximales. La FIG. 17_t (*Idiocerus adustus*), faite sur une poche disséquée, montre assez clairement en place le collecteur malpighien, *ur*, unique dans cette espèce, abordant le médiintestin au-dessus de la valvule pylorique, *vr*, et du passage à l'intestin postérieur, *ip*. En somme, dans ce type, le médiintestin i_2 monte tout simplement, en quelques zigzags peu prononcés, jusqu'au sommet de la poche, pour en redescendre légèrement et passer à l'intestin postérieur qui sort aussitôt. Le collecteur malpighien *ur* n'a pas un trajet plus compliqué.

Le faisceau que forment les tubes de Malpighi ou l'uretère avec l'intestin, depuis le sommet de la poche jusqu'au point de sortie, persiste partout. En effet, quand on fait l'extraction dont nous venons de parler, on voit, dès le début de l'opération, la poche se déprimer à son sommet; les coupes

indiquent d'ailleurs que le médiintestin et les tubes de Malpighi descendent directement, FIG. 17*t*, du sommet vers la sortie du rectum; la distance est assurément raccourcie dans les poches simplifiées.

On se souvient que les *Cicadidæ* font exception encore sur ce point; la sortie de l'intestin postérieur hors de la poche a lieu près du sommet; en sorte que le faisceau descendant est très court. Cette famille mérite d'ailleurs de nous retenir à un autre point de vue. On connaît le peu d'ampleur des lacets intestinaux et malpighiens; tout se réduit à des zigzags nombreux mais assez lâches parcourant d'un bout à l'autre une poche étroite et longue. C'est un type on ne peut plus simplifié à la fois et plus caractérisé. Il ne s'agit pas ici, comme dans le filtre si compliqué des *Cercopidæ* et des *Tettigonini*, d'une annexe du tube digestif où l'épithélium rappelle, par son développement, le mésentère des animaux supérieurs; il ne s'agit pas non plus d'une réduction des lacets qui sont, au contraire, assez importants. Mais la poche des *Cicadidæ* loge ces lacets avec la moindre complication possible de ses parois. La FIG. 17 est assez démonstrative à ce point de vue. Elle représente une coupe transversale en pleine région *g* de la FIG. 15*t*. L'aspect d'ensemble rappelle bien la section d'un tube intestinal quelconque avec sa tunique musculaire, *musc*, et ses replis épithéliaux, *ep*. Seulement, vers le haut et à droite, on remarque, entre les deux tuniques, quelques sections de tubes bien caractérisées. Ces sections appartiennent, l'une au médiintestin, *c*, et les quatre autres, *m*, aux tubes de Malpighi. On ne peut rien de plus simple comme structure de poche; une coupe n'y rencontre guère qu'une fois le même tube, et les cinq serpentent dans des plis ordinaires de l'épithélium un peu plus accentués seulement que ceux du bas. Cette dernière région, qui correspond à la gouttière, est beaucoup plus longue que chez les *Cercopidæ*. De plus, il ne s'agit pas ici de communication plus ou moins étroite entre la cavité d'une poche et la lumière propre de cette gouttière; les deux se confondent. Le dispositif est donc à la fois bien développé et pas du tout

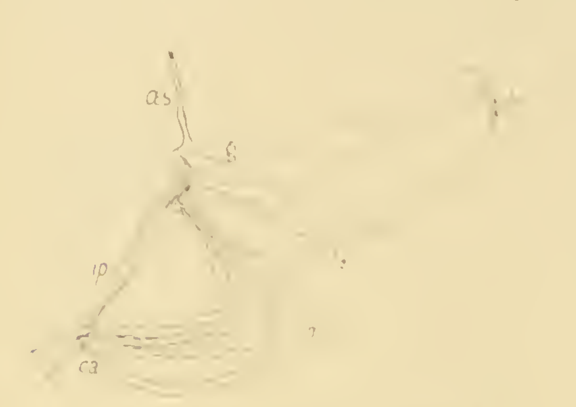


FIG. 20*t*. — *Alebra albostriella* adulte — [illegible] : 15; *g*, partie antérieure du médiintestin; les autres lettres comme FIG. 14*t*.

On a ombré le passage entre les deux régions de l'anse, *etc*.

compliqué. Le cas est très différent de celui des *Typhlocybini* et des autres types à poche réduite mais très compliquée dont nous avons parlé plus haut.

Histologie. — La fig. 15 représente une coupe transversale au sommet de la poche de *Macropsis lanio* (*Bythoscopini*), l'un des types de réduction moyenne. La fig. 17_t, empruntée à *Idiocerus adustus*, autre espèce de la même tribu, peut nous aider à comprendre cette coupe (la structure intime d'ailleurs ne diffère pas essentiellement d'un type à l'autre).

On peut remarquer, dans la fig. 17_t, que le médiintestin, dans la crosse, *cr*, qu'il forme au sommet de la poche, est fortement dilaté. Il occupe à lui seul presque toute la largeur de l'appareil. Il ne faut donc pas s'étonner qu'une coupe transversale, à cette hauteur, pour *Macropsis lanio*, fig. 15, comme pour *Idiocerus adustus* lui-même, ne montre qu'une large section, *c*, du médiintestin, tangentielle à la crosse, accompagnée de quelques sections étroites, *m*, qui doivent appartenir aux vaisseaux malpighiens et à leur collecteur. La cavité de la poche, *p*, est assez aplatie ; elle remonte sur les côtés de la figure et se recourbe vers le haut en forme de croissant. L'épithélium *ep* en est, comme on le voit, d'une minceur excessive. La partie de la paroi épithéliale du médiintestin qui lui est adossée, en *epc* par exemple, présente le même caractère, et les deux sont exactement appliqués l'un sur l'autre ; de-ci de-là, des décollements restreints, *dec*, trahissent le doublement de cette membrane. Au contraire, dans la région étroite *sr* où la recouvrante *r*, cessant d'être deux fois doublée par l'épithélium de la poche, entre en contact presque intime avec la crosse médiintestinale, celle-ci présente d'énormes cellules, *cg*, disposées en un véritable bourrelet que l'on aperçoit facilement par transparence sur les dissections fraîches. Les cellules correspondantes, chez *Idiocerus* et *Athysanus*, sont moins grosses.

Ces éléments, si remarquables par leur taille, ne le sont pas moins par leur riche protoplasme et leurs grands noyaux *n* très grenus et très colorables. Il semble que toute l'activité nutritive et végétative propre de cette région du médiintestin se soit cantonnée entre deux génératrices du tube très rapprochées, abandonnant tout le reste de la paroi à la fonction de filtration telle que nous l'avons exposée chez les *Cercopidæ*. L'extrême minceur de cette paroi filtrante compenserait par une perméabilité plus grande le peu d'étendue que lui donne le faible développement des lacets intestinaux. Les parois des lacets malpighiens ne sont pas moins amincies.

Acocephalus striatus (*Acocephali*), qui est d'un type un peu plus complexe, ne présente pas cette division en deux régions de la paroi de ses lacets. Cependant, ses cellules, en certaines sections, sont moins plates que chez les *Cercopidæ* et les *Tettigonini*; quelques-unes sont même assez renflées. Les *Cicadidæ*, FIG. 17, montrent une structure de l'épithélium des lacets intestinaux toute différente à la fois de celle des *Cercopidæ* et de celle des autres insectes du groupe étudié en ces pages. Les cellules sont assez hautes, comme dans le tractus médiintestinal. Les lacets, à cause de leur développement, peuvent bien filtrer l'eau, mais leur épithélium a l'air beaucoup moins spécialisé dans cette fonction que celui de toutes les autres cicadines à poche.

Dans tous ces types, il est encore plus difficile que chez les *Cercopidæ* de mettre en évidence la tunique musculaire des tubes enfermés dans la poche. *Cicada*, FIG. 17, en montre une assez nette, au moins sur une partie du contour du tube *c*. Mais dans les autres types à poche réduite, FIG. 15, on conçoit à peine qu'il puisse exister autre chose que des rubans musculaires extrêmement délicats entre les parois épithéliales de la poche et du médiintestin, en *epc*. Le faisceau intestino-malpighien, qui est fort bien individualisé chez *Acocephalus striatus*, est enveloppé, au moins sur une partie de sa longueur, d'une tunique commune aux quatre tubes qui le composent; le même manchon est très robuste chez *Kybos*, où il enveloppe la base des tubes de Malpighi avec le rectum.

En dehors des *Tettigonini*, qui, sur ce point comme sur beaucoup d'autres, ressemblent aux *Cercopidæ*, on peut signaler comme générale la disparition de la cravate adipeuse si caractéristique qui, dans cette famille, marque, à l'extérieur, la base de la poche et sa jonction à la gouttière. On n'en trouve pas trace chez *Acocephalus*, ni chez *Macropsis*, ni chez *Idiocerus*, ni chez les autres types à poche réduite; il ne peut évidemment pas même en être question chez les *Typhlocybini*. En sorte que la recouvrante, toujours très nette, parfois d'une minceur extrême, comme chez *Centrotus cornutus*, est en continuité directe avec la couche musculeuse propre à tout le tractus intestinal. Elle est assez forte chez *Cicada*, ce qui se comprend, puisqu'ici la poche est à peine autre chose qu'une série de plis épithéliaux.

Que la poche soit aussi parfaitement constituée que chez les *Cercopidæ*, comme dans le cas des *Tettigonini*, ou qu'elle soit fort réduite, comme

dans celui de *Macropsis lanio* et types voisins, FIG. 15, toujours la cavité *p*, circonscrite par l'épithélium, communique avec le tractus intestinal au-dessous de la naissance des plis valvulaires cardiaques, au plus haut dans ces plis mêmes. C'est bien un diverticule dorsal impair du médiintestin.

Chez *Cicada*, cette nature diverticulaire de la poche serait plus difficile à saisir si l'on pouvait oublier qu'un diverticule n'est jamais qu'un pli modifié par des phénomènes de croissance. Or, il est remarquable que les plis spéciaux de la région intéressante chez *Cicada*, avec les lacets qu'ils contiennent, ne remontent pas plus haut que la valvule œsophagienne.

D'après ce type, le fait primordial de la pénétration, entre l'épithélium et la musculeuse, du tronçon distal du médiintestin et des tronçons proximaux des tubes urinaires affecte donc exclusivement le médiintestin, et pas du tout le proventricule. Cela reste vrai pour les plis exagérés de l'épithélium formant cette hernie à parois chiffonnées qu'est la poche des *Cercopidæ*.

Sur la *physiologie* de la poche, dans le groupe étudié, il n'y a pas de différence essentielle à relever par rapport à celle des *Cercopidæ*. On peut cependant noter que dans les appareils de complication moyenne, du type *Macropsis lanio*, c'est-à-dire chez les *Jassidæ*, sauf les *Tettigonini* et les *Typhlocybini*, et chez les *Membracidæ*, *Scaridæ*, *Ulopidæ* et *Paropidæ*, la poche fraîchement extirpée est animée de mouvements spasmodiques extrêmement vigoureux, particulièrement remarquables chez *Ledra aurita*, *Athysanus obsoletus*, *Idiocerus adustus*, et d'autres.

Quant au rôle que nous avons attribué à la poche en vue d'une meilleure utilisation de l'aliment, il est encore possible, dans les groupes où elle est plus ou moins développée, avec une perfection en rapport avec ce développement.

Les *Typhlocybini* seuls seraient en infériorité absolue sur les autres espèces. On peut pourtant soupçonner d'autres moyens d'obtenir la digestion avantageuse de l'aliment aqueux de la sève, nous allons le voir.

Gouttière et segment conique.

ANATOMIE GÉNÉRALE. — Il va de soi que la gouttière se réduise en longueur et par conséquent se montre moins différenciée, dans la mesure même où la poche se réduit. Il en est tout autrement pour le segment co-

nique. Il tend à devenir un vaste estomac. De dimensions déjà plus grandes chez les *Tettigonini* que chez les *Cercopidæ*, il prend une ampleur remarquable chez tous les types à poche de réduction moyenne, aussi bien chez les *Cicadidæ*, FIG. **15**$_t$, que dans toutes les autres familles et sous-familles du groupe présent, FIG. **24**$_t$, **22**$_t$, **23**$_t$, **21**$_t$. Mais chez les *Typhlocybini*, le segment conique est énorme, surtout relativement à leur taille, qui est en général fort petite et svelte. Il prend la forme d'un grand sac arrondi à l'arrière aussi bien qu'à l'avant. Cet organe fait un contraste étrange avec l'étroit tube médiintestinal qui le prolonge.

A l'état de vacuité, le segment conique est ordinairement très plissé en travers, sauf chez les *Typhlocybini*. Mais les plis ne sont pas quelconques. A la face ventrale, ils dessinent autant d'accents circonflexes dont les sommets sont tournés vers l'œsophage, dans le prolongement duquel ils s'alignent. Tous les plis sont ainsi modifiés par le muscle qui rattache le som-



FIG. **21***t* — *Macropsis lanio* adulte — Gr. : 8.

a, anse formée par deux tubes de Malpighi à leur extrémité distale; — *c*, trajet effectué sous la recouvrante par le médiintestin; — *dp*, dilatation proventriculaire; — *gl*, partie ratatinée des tubes de Malpighi; — *im*, boucle médiintestinale; les autres lettres comme FIG. **14***t*.



FIG. **22***t*. — *Ulopa reticulata* larve. — Gr. : 30.

r, rectum; — *ca*, carrefour malpighien; — *gl*, partie renflée des tubes de Malpighi; — *ur*, uretères.

Les autres lettres, comme FIG. **14***t*.

On a figuré, en pointillé, le carrefour en place,

met du segment conique à l'intestin antérieur. Il y a sans doute là une commande générale pour contracter le sac en question dans toute sa longueur. Le muscle suspenseur est très net chez *Tettigonia*, *Pediopsis*, *Athysanus*, *Idiocerus*, *Ledra*, *Macropsis*, *Centrotus*, *Gargara*, *Ulopa* et les *Cicadidæ*. Il est représenté, chez les *Typhlocybini*, par les vestiges musculaires de la recouvrante que nous avons signalés.

Histologie. — Les cellules épithéliales sont partout séparées entre elles jusqu'à la base, même pédiculisées, par exemple chez *Athysanus obsoletus* (*Jassini*), fig. 18, *Macropsis lanio* et *Idiocerus lituratus*, fig. 6 (*Bythoscopini*), *Kybos smaragdulus* (*Typhlocybini*), etc.

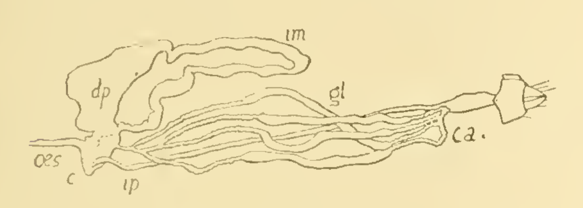


Fig. 23*t*. — *Idiocerus lituratus*. — Gr. : 8.
c, trajet effectué sous la recouvrante par le médiintestin; — *dp*, dilatation ventriculaire; — *gl*, partie dilatée des tubes de Malpighi; — *im*, boucle médiintestinale; les autres lettres comme fig. 14*t*.

Chez ce dernier type, l'aspect de la couche épithéliale est assez singulier. On y voit des cellules pédiculisées, isolées ou groupées, alternant avec des cellules assez plates qui font d'autant plus ressortir la proéminence des premières dans le sac gastrique. De petites cellules se rencontrent un peu partout.

Une bordure, mince ou épaisse, se montre nettement sur toute la surface libre des cellules. Sur des préparations d'*Idiocerus lituratus* et d'autres espèces on y voit des cils très nets.

Les cellules sont toujours binucléées. Le protoplasme est bien granuleux et fort colorable.

Physiologie. — On le voit, l'activité sécrétrice et absorbante ne semble pas moindre que chez les *Cercopidæ*, dans la région correspondante; les expériences sur l'aliment coloré, dont je parlerai au numéro suivant, ne laissent d'ailleurs aucun doute sur le bien-fondé de ce rapprochement.

Partout, dans cette région, on retrouve le coagulum que nous y avons rencontré chez les *Cercopidæ*. Plus le segment conique prend d'importance, plus ce coagulum est abondant, jusqu'à devenir épais et opaque, comme une vraie purée, de couleur vert de bronze, chez les *Typhlocybini*. On rencontre même, dans l'estomac de ces derniers, des lambeaux plus consistants qui doivent être des parties condensées du coagulum. Si l'on se rap-

pelle les proportions ténues de l'œsophage qui sert d'adducteur à ce réservoir digestif et de l'intestin qui prolonge, comme un tube étroit, l'énorme appareil, on ne sera pas surpris que le courant alimentaire, si rapide soit-il dans les conduites d'amenée et de décharge, tombe à une vitesse très faible dans le segment conique, qui devient ainsi un vrai réservoir à décantation. D'autre part, les cellules, très proéminentes dans la lumière, augmentent d'autant la surface digestive et absorbante. Si l'on ajoute à ces dispositions un pouvoir de coagulation particulièrement développé, que manquera-t-il à ces insectes, au défaut du filtre perfectionné des *Cercopidæ*, pour arrêter et utiliser au mieux les substances alimentaires diluées dans la sève? Entre les deux termes : *Typhlocybini* et *Cercopidæ*, on voit se balancer et s'équilibrer le développement du segment conique et la simplification de la poche.

Le brassage du liquide nutritif est assuré par une assise musculaire assez forte, particulièrement forte, semble-t-il, chez les *Typhlocybini*.

Les cellules de l'épithélium adhèrent fort peu au fenêtrage robuste des fibres : il n'est pas rare, dans les dissections, de voir tout le contenu de l'estomac, dilaté avec sa paroi épithéliale, diffluer, par osmose, dans l'eau, en laissant un magnifique treillis musculaire bien ajouré et parfaitement intact.



Fig. **24***t*. — *Gargara genistæ* larve. — Gr. : 15.

i_2, anse mediintestinale ; — *r*, rectum ; — *d* et *avd*, dernier et avant-dernier anneau abdominal ; — *ur*, uretère ; — *ms*, muscle suspenseur : — *ca*, carrefour malpighien.

Boucle médiintestinale.

La boucle médiintestinale ne manque nulle part chez les homoptères supérieurs. Nous avons vu que les *Typhlocybini*, tout privés de poche qu'ils sont, ramènent la partie postérieure du médiintestin au sommet du sac digestif, pour retracer le « cercle parfait » signalé par Dufour (25) chez *Cicada*.

Anatomie générale. — La boucle commence à l'arrière de la dilatation stomacale par un rétrécissement très subit, d'autant plus sensible que

cette dilatation était plus considérable. Dans certains cas, chez *Acocephalus striatus*, par ex., on peut voir l'extrémité du segment conique se déprimer légèrement, comme par impression de l'extrémité proximale de la boucle.

Partout aussi on retrouve la division en deux tronçons ou branches différentes l'une de l'autre par l'aspect extérieur : ceci est peu sensible chez *Cicada*. La branche d'aller est souvent d'un blanc caséeux, celle de retour couleur isabelle. Celle-ci n'est guère vraiment sombre et opaque sur une partie de son trajet que chez les *Tettigonini* adultes, nouveau trait de rapprochement avec les *Cercopidæ*. *Athysanus obsoletus* et *Macropsis lanio* y ont parfois montré aussi du noir. Ailleurs, c'est la couleur grise, ordinaire aux organes sans pigment, qui prévaut. Le calibre est sensiblement le même dans les deux branches, FIG. 14. De même que la longueur totale de l'anse, énorme chez *Cicada*, les longueurs respectives des deux branches varient beaucoup avec les tribus, même avec les genres. Ainsi, l'aller vaut environ un quart de la longueur de la boucle chez *Allygus modestus* (*Jassini*), un tiers chez *Athysanus*, FIG. 25_t (*Jassini*), un tiers encore chez *Bythoscopus flavicollis* (*Bythoscopini*), etc. Il est fort court chez *Gargara*, alors que le segment conique est énorme. Dans cette dernière espèce, et en général chez les *Typhlocybini*, il semble que le développement de la dilatation ventriculaire ait eu lieu aux dépens de la branche d'aller de la boucle. Cela d'ailleurs n'est pas surprenant, puisque ces deux tronçons médiintestinaux concourent ensemble à la digestion et à l'absorption.

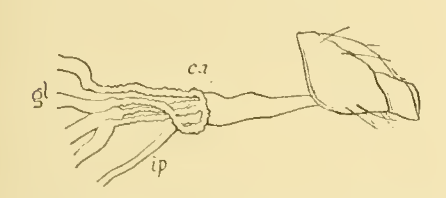


FIG. 25*t*. — *Athysanus obsoletus*, extrémité distale des tubes de Malpighi. — Gr. : 18. *ca*, carrefour malpighien ; — *gl*, région dilatée des tubes de Malpighi ; — *ip*, intestin postérieur.

D'étranglement externe, comme celui des *Cercopidæ*, il n'y a généralement d'autre trace qu'une légère différence de calibre entre les deux tronçons de l'anse. Chez les *Cicadidæ* cependant le sillon est visible. Parfois, comme pour *Acocephalus striatus*, le passage est marqué par un coude brusque.

HISTOLOGIE. — Inutile, par conséquent, de chercher sur une coupe longitudinale pratiquée au point de passage entre les deux parties de la boucle, FIG. 21, un pli aussi accentué que chez les *Cercopidæ*, FIG. 13. La différence pourtant entre les cellules des deux branches est notable, bien

que chez *Chlorita flavescens*, *Deltocephalus* (*Minkii?*), et d'autres espèces, l'aspect extérieur du tube montre qu'elle est plus ménagée au point de passage que chez les *Cercopidæ* et les grandes espèces du groupe actuel.

La bordure anhiste des cellules de la branche d'aller, FIG. 21, i_1, est toujours moins épaisse que chez les *Cercopidæ*; mais elle est constante et très colorable par la vésuvine. Les cellules du retour, i_2, ne sont jamais aussi chargées d'excréta, à beaucoup près, que chez la larve, ou même l'adulte des *Cercopidæ*. Aussi, après action des acides, sont-elles moins ravagées et présentent-elles sur les coupes un réseau protoplasmique plus homogène.

Rien d'essentiel dans l'aspect disparate de ces deux tronçons n'est donc modifié. Rien non plus n'empêche de leur assigner, de façon plus ou moins atténuée, les fonctions que nous avons établies pour les *Cercopidæ*.

PHYSIOLOGIE. — L'aller de l'anse est certainement absorbant. On peut y étudier la fonction digestive, suivant la méthode pratiquée sur les *Cercopidæ*, par succion de rameaux injectés de vert d'iode [1]. Après avoir insisté plus particulièrement sur *Tettigonia viridis*, nous passerons en revue un certain nombre d'autres espèces.

Comme *Ptyelus spumarius*, *Tettigonia viridis*, après 2, 3 et 4 jours de succion, ne montre de vert absolument que la poche, le segment conique et la première branche de la boucle; la coloration est surtout foncée près du passage à l'autre branche. Une seule fois, après 55 heures d'expérience, le rectum, lui aussi, s'est montré teinté; mais cette pâle nuance se lavait complètement dans l'eau de dissection. Les trois premières régions au contraire, même par pression, n'évacuaient pas du tout leur couleur avec leur contenu; d'ailleurs, à la simple inspection, on voyait cette couleur marquer les cellules comme chez les *Cercopidæ*. Il a fallu pousser à sept jours la durée des expériences pour obtenir une coloration générale du tube digestif; mais, alors encore, la teinte était très atténuée dans les régions autres que la première partie du médiintestin. Dans un essai de 12 jours, le retour de l'anse avait gardé son aspect laiteux par réflexion. Jamais, je n'ai obtenu alors d'effet sensible dans les tubes de Malpighi. Larves et adultes se comportent de façon identique.

[1] Ici encore, j'ai utilisé la puissance osmotique du Saule pleureur; tous les insectes du groupe se contentaient facilement de ce nourricier.

L'hématoxyline aqueuse imprègne en bleu noir les parois de la poche, de l'entonnoir et de la région proximale de l'aller de la boucle, cela après 17 heures seulement. Il semble que le flot coloré n'ait pu atteindre le fond de la cavité digestive. Il y a empoisonnement de l'épithélium, en tout cas, si bien que sur un autre individu ayant sucé deux jours la même substance, on trouve les cellules dans tout l'aller de la boucle et la dilatation ventriculaire colorées en bleu noir et toutes désagrégées.

Le bleu de méthylène semble confirmer ce que nous avons constaté chez les *Cercopidæ* : une aptitude spéciale à traverser l'épithélium de l'entonnoir; cette aptitude, chez *Tettigonia*, *devient même une préférence* aux dépens de l'aller de l'anse.

Des expériences multipliées au vert d'iode sur *Idiocerus confusus*, *I. adustus*, *Athysanus obsoletus*, *Acocephalus striatus*, n'ont fait que confirmer les résultats acquis chez *Tettigonia*.

Kybos smaragdulus, qui avait été choisi pour type de *Typhlocybini* est resté absolument réfractaire; il n'a du moins montré aucune coloration verte dans son tube digestif; il est vrai que le contenu vert bronze des régions intéressantes est très défavorable aux constatations. Une fois, j'ai obtenu une belle coloration des cellules péricardiales. Il y a donc absorption de couleur.

D'autre part, chez les insectes en expérience, jamais les cellules ou le contenu du retour de l'anse ne se sont montrés colorés en vert soit naturellement, soit artificiellement.

Pourtant, chez d'autres individus de *Typhlocybini*, on a pu observer que la purée ventriculaire passait parfaitement dans la branche de retour de la boucle, laquelle se colorait en beau vert, jusqu'à atteindre et à remplir l'intestin postérieur. Le phénomène a été remarqué chez *Eupteryx concinna*, *Typhlocyba sexpunctata*, *Kybos smaragdulus* et *Erythria aureola*. Il y aurait là un relâchement notable, déjà indiqué d'ailleurs chez les *Cercopidæ*, dans l'interdiction du passage entre les deux branches de la boucle. Il est certain, en tout cas, que dans la branche de retour, la fonction d'excrétion, au moins à en juger par le contenu figuré peu abondant des cellules, est fort peu active, en comparaison de ce qu'elle était chez les larves des homoptères écumants. Il est pourtant intéressant de noter que, dans un essai de succion au bleu de méthylène, j'ai obtenu une coloration tenace, en vert clair, du retour de l'anse.

Comme nous l'avons vu, les grandes espèces du groupe seules, et surtout *Tettigonia viridis*, *Athysanus obsoletus*, *Macropsis lanio*, les *Idiocerus*, montrent parfois une teinte noirâtre caractérisée dans la deuxième branche de la boucle. Chez celles-là seules, la fonction calcigène peut-être notablement active. Quant aux autres espèces, surtout les *Typhlocybini*, la teinte claire du tronçon intestinal en question annonce plutôt le défaut, ou du moins une atténuation extrême, de semblable excrétion.

Intestin postérieur.

Anatomie générale. — L'intestin grèle n'offre rien de bien spécial au point de vue de la comparaison que nous poursuivons avec les *Cercopidæ*.

La valvule pylorique, très bien dessinée, même à l'extérieur, par son renflement, est présente dans toutes les espèces.

L'intestin grèle est tout d'une venue et serpente assez directement vers l'anus, accompagné des tubes de Malpighi.

Le rectum est très généralement élargi en une belle ampoule à réseau musculaire fenêtré, robuste et bien fourni; il est tout aussi facile que pour celui du segment conique, de dégarnir ce réseau de l'épithélium qui le double à l'intérieur, dans l'eau de dissection.

Beaucoup plus considérable dans toutes les espèces du groupe présent que chez les *Cercopidæ*, l'ampoule rectale prend un développement remarquable chez *Centrotus cornutus*, *Ledra aurita*, *Pediopsis virescens*, *Megophthalmus scanicus*.

Dufour (25) avait déjà signalé la formation comme « une poche stercorale consistante à parois musculo-membraneuses » (op. cit., p. 81).

La forte musculature de cette poche explique surabondamment l'énergie avec laquelle les homoptères étudiés en ces pages projettent les gouttelettes pleines qu'ils évacuent par l'anus en si grande abondance.

Chez *Gargara genistæ*, fig. 24_{l}, le rectum, *r*, prend un développement inattendu que *Ulopa reticulata*, fig. 22_{l}, esquisse déjà, mais en en restant bien éloigné : le dernier tronçon du tube digestif, fig. 24_{l}, *r*, s'allonge énormément. Cet allongement est lié à celui des deux derniers anneaux abdominaux très prononcés chez la larve; l'avant-dernier, *ard*, garde à sa base la forme pyramidale à section triangulaire de tout l'abdomen; il est arrondi à son sommet; le dernier, *d*, cylindrique, ou plutôt légèrement tronconique à grande

base distale, peut, sous la commande d'un système rétracteur, s'invaginer en entier dans le précédent, comme le montre la figure. Mais si l'on saisit une larve vivante par une patte, on voit soudain le tube anal, constitué par le dernier segment, sortir de son fourreau, FIG. 26*t*, tandis que tout l'abdomen s'arque vers le haut. Le rectum et la membrane chitineuse, qui assemblent les deux somites en *art*, font une attache souple qui permet à l'appareil de s'agiter violemment en l'air, de façon menaçante, un peu comme un fléau au bout de son manche, ou comme la langue des serpents. L'anus peut ainsi venir frapper le vertex. Il y a là un nouveau mode de défense à ajouter à l'écume des cicadelles, à la coquille des *Ptyelus* australiens et au saut de la majorité des cicadines : la larve de *Gargara* ne possède aucun de ces moyens de protection. Quant aux gouttelettes anales, un si long tube permet de les porter au loin. Chez l'adulte, qui saute, tout le dispositif a disparu, bien que le rectum garde, vestige larvaire, sa longueur démesurée.

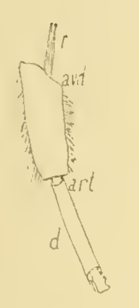


FIG. 26*t*. — *Gargara genistæ* larve; articulation *art* entre les deux derniers anneaux de l'abdomen; comparer avec FIG. 24*t*; même gr.

HISTOLOGIE. — La seule particularité que nous relèverons ici n'est qu'une répétition d'un point déjà étudié chez les *Cercopidæ*, c'est-à-dire la zone protoplasmique, à baguettes noueuses perpendiculaires à la paroi cellulaire, du côté de la lumière du tube. Elle est tout à fait nette chez *Athysanus obsoletus*, et nous la verrons particulièrement bien développée dans certaines connexions de l'intestin postérieur avec les tubes de Malpighi. Nous y reviendrons en étudiant ces derniers organes.

Conclusions relatives au tube digestif.

En somme, le tube digestif des Cicadines dont nous achevons l'étude reste bien le même, dans ses traits les plus caractéristiques, que celui des *Cercopidæ*. On retrouve partout la poche au moins nettement indiquée, et la boucle médiintestinale bien caractérisée. Mais tout est atténué ou simplifié en des sens différents, suivant que l'on considère les *Cicadidæ* ou les autres types.

La simplification constatée dans la poche, chez les *Cicadidæ*, porte

surtout sur le réceptacle des lacets, c'est-à-dire sur l'espace qui résulte de la délamination de la paroi et dans lequel viennent serpenter le tube digestif et les tubes excréteurs : tout le dispositif se borne à de simples plis épithéliaux à peine plus marqués que les plis banaux de n'importe quel intestin d'insecte. Les lacets y sont bien développés; mais ils sont moins adaptés que partout ailleurs à la fonction de filtration. C'est, en somme, une poche rudimentaire.

Chez les autres insectes du groupe à l'étude, la simplification est toute différente : la poche est parfaitement caractérisée comme diverticule de la partie antérieure du médiintestin; mais les lacets y sont réduits en longueur, et la poche elle-même en est du coup réduite aussi.

Chez les *Cicadidæ*, la poche ressemble plutôt à un système filtrant constitué, mais non parfaitement fonctionnel; chez les autres types étudiés ici, on a affaire à un système fonctionnel, mais peu développé et de complication réduite.

Quant à la boucle médiintestinale, la différenciation de ses deux branches en digestive et excrétrice est peu marquée chez les *Cicadidæ*; ces insectes se rapprochent moins des *Cercopidæ* que les autres homoptères supérieurs. Il semble donc bien, on le voit, que les *Cicadidæ* constituent, au point de vue des organes de la digestion, un groupe bien plus isolé de l'ensemble que n'importe laquelle des autres familles, sans excepter les *Typhlocybini*, chez qui la simplification, mais une simplification dans un tout autre sens que celle des *Cicadidæ*, est poussée à l'extrême.

Nous retrouverons les mêmes distinctions d'ensemble à faire à propos des tubes de Malpighi.

CHAPITRE II.

TUBES DE MALPIGHI.

Partout, les tubes de Malpighi sont au nombre de quatre, comme chez les *Cercopidæ*, comme chez *Cicada*.

Mais c'est là le seul trait commun et général de ces organes chez tout les homoptères supérieurs. Dans leur morphologie et leur histologie, les tubes de Malpighi subissent en effet, dans le groupe que nous étudions, des modifications considérables par rapport aux *Cercopidæ*, et en des sens divers suivant les genres; si leur physiologie offre des fonctions communes

à tous les types, elle soulève en même temps des problèmes fort divers en rapport avec leurs divers aspects anatomiques.

Anatomie.

Au point de vue anatomique, les tubes de Malpighi chez les *Cicadidæ*, *Membracidæ*, *Scaridæ*, *Ulopidæ*, *Paropidæ*, *Jassidæ*, sont remarquables : a) par les rapports intimes que leurs extrémités contractent, du moins dans certains genres, avec le tube digestif; — b) par le mode varié de leurs terminaisons distales et proximales; — c) par la présence constante d'un tronçon glandulaire, au moins pendant une partie de la période larvaire.

Connexions intimes des extrémités distales avec le tube digestif.

Nous avons déjà vu en partie, à propos de la poche, et nous retrouverons ci-après, les rapports des extrémités proximales avec la partie antérieure du tube digestif. Nous connaissons les lacets que, chez les *Cercopidæ*, ces extrémités développent dans les parois de la poche ventriculaire. Les choses ne se passent pas de façon essentiellement différente dans les familles qui viennent d'être énumérées. Il était bon de rappeler simplement ici le fait pour qu'on remarque mieux, dans les lignes suivantes, une sorte de répétition, entre l'intestin postérieur et les extrémités urinaires distales, des rapports intimes constatés dans la poche ventriculaire.

Il s'agit d'un fait qui n'est pas inconnu, en somme : les extrémités distales des tubes de Malpighi s'introduisent sous une enveloppe musculo-trachéolaire, plus ou moins dépendante de la tunique musculaire de l'intestin. Mac Dunnough (09) l'a signalé chez *Chrysopa perla*, où six des huit tubes de Malpighi séparent, dans la paroi du dernier tiers de l'intestin grêle, l'épithélium de la couche musculaire [1].

---

[1] Il semble bien, en effet, que la figure 62 de l'auteur comporte cette interprétation, ainsi que la fig. 21, bien que le texte suivant, qui se rapporte à cette dernière, en suggère une autre : « im letzten Drittel (des Enddarms) tritt eine engere Anlagerung von sechs der Malpigischen Gefasse an dem Darme ein .... Eine zarte « seröse Hülle », die deutlich aus mehreren Membranschichten besteht und hin und wieder kleine, aufliegende Kerne aufweist, umgibt das Ganze. Diese Hülle scheint aus der Peritonealhülle der Malpighischen Gefässe hervorgegangen zu sein, doch lässt sich dieses nicht ganz sicher entscheiden » (op. cit., p. 329). La ressemblance de cette enveloppe avec la recouvrante de la poche ventriculaire des Cicadines, et avec l'enveloppe que nous verrons bientôt, chez plusieurs de ces insectes, enfermer les extrémités malpighiennes avec le rectum, la rapproche sans aucun doute de ces deux formations, qui dépendent, nous l'avons vu

Sirodot (58) apporte d'autres exemples tirés des coléoptères et des hémiptères hétéroptères. Chez le hanneton, à l'origine du rectum « les tubes (de Malpighi) ont pénétré sous la tunique du rectum et rampent à la surface de l'enveloppe musculaire; pour les suivre il faut enlever la tunique » (op. cit., p. 257). — Et précédemment, il avait écrit à propos des carabiques (*Coléopt.*), et des *Scutellera* (*Hém.*) : « Les extrémités des tubes de Malpighi peuvent se trouver engagées dans la paroi du rectum; ils rampent entre la couche musculaire et l'enveloppe péritonéale, et il faut enlever cette dernière pour les suivre avec succès » (op. cit., p. 160) (¹).

Quant aux homoptères supérieurs, nous avons vu que, chez les *Cercopidæ*, fig. **19**, les extrémités distales des vaisseaux malpighiens, renflées, libres entre elles, se terminent de façon fort simple, sans se contourner aucunement, au sommet du rectum et sous une enveloppe musculeuse qui double ainsi la tunique musculeuse de l'intestin. Chez *Cicada*, Nassonow (99) indique le petit tortillon massif que l'intestin grêle fait au sommet du rectum; enveloppée d'un tissu musculo-trachéen, cette formation enserre les extrémités des tubes malpighiens.

Mais chez la plupart des autres homoptères supérieurs étudiés, l'attache des extrémités postérieures avec le rectum dilaté en ampoule est bien moins compacte (²); elle se borne même souvent, en particulier chez les *Typhlocybini*, à des brides musculaires si peu nombreuses qu'on les brise facilement dans la dissection. Les extrémités sont d'ailleurs appliquées sur le sommet de la poche rectale. La généralité de ces connexions faibles rend

déjà pour la recouvrante ventriculaire, de la tunique musculaire du tube digestif. Mac Dunnough ajoute lui-même : « Die starke Ringmuskelschicht des Dunndarms verschwindet und nur vereinzelte Langsfasern setzen sich noch an der Wandung fort ». (Ibid.) Cette couche musculaire si puissante n'est-elle pas simplement distendue pour former la fine « serose Hulle », et separée de la basale épitheliale contre laquelle elle n'a laissé que quelques fibres? Ce serait là une indication pour admettre plus facilement la présence d'élements musculaires et trachéens le long de la paroi des lacets enfermes dans la poche ventriculaire.

(¹) Sirodot ne nous a point laissé de figure de cette région pour faire apprécier l'exactitude des termes qu'il emploie. Il est probable que nous avons affaire là à une pénetration des tubes de Malpighi dans la paroi même du rectum.

(²) *Centrotus cornutus* (*Membracidæ*) et *Ledra aurita* (*Scaridæ*) semblent faire exception avec les deux insectes que nous étudions plus bas. Les extrémités distales forment, chez eux, un peloton dense fortement attaché au sommet du rectum. Le seul exemplaire de *Ledra* et les deux seuls *Centrotus cornutus* qui ont pu être disséqués ne permettent pas des affirmations bien catégoriques sur la valeur des attaches en question. En tout cas, chez *Gargara* (autre espèce de *Membracidæ*), les extrémités malpighiennes s'isolent facilement

d'autant plus étonnante la formation qu'on trouve dans deux sous-familles différentes : celle des *Tettigonini* (*Tettigonia viridis*) et celle des *Acocephali* (*Acocephalus striatus*). Dans ces deux types, les tubes de Malpighi produisent, dans la paroi de l'intestin, et au sommet de l'ampoule rectale, un complexe analogue, jusqu'à un certain point, à la poche ventriculaire.

On voit les tubes de Malpighi impressionner, deux de chaque côté, la face ventrale de l'intestin grêle à sa jonction avec le rectum et s'y enfoncer progressivement, FIG. 12, *m*, en refoulant devant eux l'épithélium, *ep*, pendant que l'enveloppe musculaire, *r*, se referme derrière eux et les inclut ainsi dans la paroi du tube digestif. Les deux sinus épithéliaux que montre la figure finissent, vers le bas, par former un nid de pigeon, hébergeant toujours les tubes urinaires [1]; ce réceptacle devient bilobé dans son fond.

Les cellules épithéliales de l'intestin, *ep amp*, adossées aux tubes invaginés de la sorte, deviennent très proéminentes, ampulliformes. Par les dissections, il est relativement aisé, sinon de dissocier, au moins d'isoler le complexe en déchirant le rectum de bas en haut; on obtient ainsi, FIG. 27_t, un paquet tout hérissé de ces cellules hautes, particulièrement vers le bas, où elles forment une frange assez fournie, *ra*; comme ces cellules sont intimement appliquées, par leur basale commune, sur les lacets malpighiens, *m*, on les croirait facilement dépendantes de ces derniers organes. L'ourlet périphérique, *our*, FIG. 12, de ces cellules est fort développé, et le protoplasme présente des vacuoles qui font penser à une fonction sécrétrice. Les tubes excréteurs eux-mêmes prennent une texture qui se rapproche de celle qu'ils ont dans la poche ventriculaire. Ils se terminent en ampoules pluricellulaires, assez semblables à celles des *Cercopidæ*, libres



FIG. 27*t*. — *Tettigonia viridis*; extrémités distales, *a*, ampulliformes des tubes de Malpighi, *m*, mises à nu par déchirement de la paroi rectale; — *muscr*, lambeaux de la tunique musculaire du rectum: — *ra*, cellules de l'épithélium intestinal adossées aux lacets malpighiens. — Gr. : 80.

[1] MAC DUNNOUGH (09) décrit, chez *Chrysopa perla*, une invagination circulaire de la paroi de l'intestin grêle dans le rectum au point de passage entre ces deux tronçons de l'intestin postérieur; dans le sinus annulaire ainsi formé autour de l'intestin, se logent les extrémités de six des huit tubes de Malpighi. Une disposition très analogue a été signalée récemment par LOZINSKI (11) chez *Myrmeleon* (« birnförmige Organ » des anciens Auteurs). On voit la différence par rapport à *Tettigonia* et *Acocephalus*. Ici, cette invagination, qui d'ailleurs est plus tourmentée que chez *Chrysopa* ou *Myrmeleon*, n'intéresse que la paroi ventrale de l'intestin.

entre elles, mais toujours incluses dans les replis de la paroi intestinale, et accolées en une tétrade orientée vers la tête de l'insecte.

Le dispositif est le même chez *Acocephalus striatus*, dans ses grandes lignes. La FIG. 16, qui représente une coupe longitudinale du complexe dans cette espèce, montre un développement remarquable de la frange striée dans les cellules intestinales adossées aux tubes urinaires et qu'on peut rapprocher de celle de la fig. 41 de MAC DUNNOUGH (09) [1].

Les tubes de Malpighi d'*Acocephalus* ne semblent pas se terminer en ampoules comme ceux de *Tettigonia viridis* et des *Cercopidæ*; mais ils paraissent plutôt se terminer d'après un des modes que nous allons exposer dans le paragraphe suivant.

Terminaisons des tubes de Malpighi [2].

Distales ou proximales, les terminaisons des tubes de Malpighi, dans la série que nous étudions, sont très variées et parfois assez nouvelles.



FIG. 28*t*. — *Tettigia orni*; portion moyenne *A* et distale *B* des tubes de Malpighi. — Gr. : 80.

TERMINAISONS DISTALES. — Nous venons d'étudier le mode de terminaison en ampoules libres entre elles chez *Tettigonia viridis*. Nous savons aussi l'allure tourmentée des tubes de Malpighi au sein du complexe rectal dans cette espèce et chez *Acocephalus striatus*.

Ces données ne se retrouvent dans aucun autre des insectes que nous étudions en ce moment. Dans les autres espèces, quand les extrémités malpighiennes ont pu être isolées (ce qui a été fait pour la plupart), on les a toujours trouvées assemblées en deux anses ou en un carrefour. Cette conformation, exceptionnelle chez les Insectes, devient ici très commune. Il semble bien que *Acocephalus*

[1] Cet auteur n'a pas signalé la formation striée du protoplasme périphérique des cellules seulement dans l'intestin grêle, chez l'adulte de *Chrysopa perla*, mais il a décrit (op. cit., p. 329) cette striation aussi dans la région terminale du même tronçon intestinal chez la larve : cette striation s'accentue d'une façon remarquable aux approches de la dernière mue, et d'autant plus que l'on va vers le rectum et que l'on approche du filage du cocon. Il semble, d'après ces données, qu'il y ait quelque relation entre la particularité cytologique indiquée et la sécrétion de la soie par les tubes de Malpighi. Rien de pareil n'a été constaté chez *Tettigonia* ou *Acocephalus*, pas plus que chez les autres insectes que nous étudions; ils possèdent pourtant une partie glandulaire aux tubes excréteurs, comme nous le verrons bientôt.

[2] E. LICENT (11). — Les pages du mémoire actuel donneront des résultats plus complets que ceux publiés dans cette Note préliminaire.

rentre dans un des deux cas : anses ou carrefour. Jamais je n'ai isolé d'extrémités libres qui ne portassent des traces évidentes de ruptures, et cela en dégageant en entier, sans pertes, les extrémités en question (¹).

Quant aux *Cicadidæ*, les dissections ont été encore moins concluantes. Les extrémités malpighiennes sont, chez eux, extrêmement ténues et fragiles, FIG. 28_t.

Les terminaisons en *anses* ont été dégagées chez *Macropsis lanio* (*Bythoscopini*), FIG. 21_t, et chez *Allygus modestus* (*Jassini*), FIG. 29_t; dans ces deux espèces, isolées dans deux sous-familles différentes, les tubes excréteurs ainsi couplés dessinent, de chaque côté du rectum, un étrier à branches limitées vers l'avant du corps par les parties glandulaires dont il sera bientôt question. Or ces branches sont inégales dans chaque étrier : c'est donc que le sommet de l'anse ne correspond pas au point de soudure entre les deux tubes qui la composent, et si, dans les dissections, on remarque, sur le développement des tubes, quelque région hétérogène, c'est surtout un coude, parfois assez brusque, qui correspond au sommet de l'anse. En coupe, jamais je n'ai retrouvé d'interruption, soit par du tissu musculo-trachéolaire, comme GADD le voulait à l'étranglement de l'anse intestinale des *Cercopidæ*, soit par une colonne épithéliale, comme il arrive dans le médiintestin de *Myrmeleon*. Ces anses ont l'aspect bosselé des régions excrétrices chez les *Cercopidæ* ; il en est de même des tronçons distaux réunis en carrefour, dont nous allons parler.

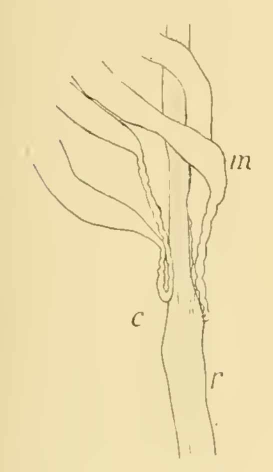


FIG. 29*t*. — *Allygus modestus* adulte : extrémité distale des tubes de Malpighi, *m*. — *r*, rectum ; — *c*, sommet des anses malpighiennes. — Gr : 60.

Ce dispositif en *carrefour* se trouve, parmi les cicadines étudiées, partout ailleurs que dans les groupes ou les espèces dont nous avons signalé jusqu'ici les terminaisons distales. Soupçonné chez *Centrotus cornutus* (*Membracidæ*) et *Ledra aurita* (*Scaridæ*), il a été mis en évidence chez *Gargara genistæ* (*Membracidæ*), FIG. 24_t, *Ulopa reticulata* (*Ulopidæ*), FIG. 22_t, *Megophthalmus scanicus* (*Paropidæ*); chez les *Bythoscopini* : *Bythoscopus flavicollis*, *Idiocerus lituratus*, FIG. 23_t, *I. adustus*, *I. con-*

(¹) On conçoit les difficultés de pareille dissection, plus grandes encore pour *Acocephalus* que pour *Tettigonia* ; chez *Acocephalus* il faudrait dégager des anses bouclées au milieu des replis de la paroi intestinale : chez *Tettigonia*, il suffisait de découvrir jusqu'au bout des tubes du moins isolés entre eux, et à terminaisons très caractéristiques.

fusus et *Pediopsis virescens*; chez les *Jassini* : *Athysanus obsoletus*, FIG. 25*t*, *A. plebejus*, et *Thamnotettix 4-notatus*; chez les *Typhlocybini* : *Alebra albostriella*, *Chlorita flavescens*, *Erythria aureola*, *Eupteryx concinna*, *Kybos smaragdulus*, FIG. 14*t*, *Typhlocyba candidula*, FIG. 19*t*, et *T. cruenta*.

On peut concevoir le carrefour comme une mise en communication de deux anses constituées comme celles de *Macropsis* et d'*Allygus*. Le point de contact s'établit, non pas au sommet des deux anses, mais à l'extrémité des quatre tubes. En sorte que, des quatre tubes ainsi réunis, FIG. 14*t*, deux, m_1 et m_2, vont directement de la poche ventriculaire au carrefour, *ca*, établi à la face dorsale de l'intestin, au passage de l'intestin grêle au rectum; les deux autres, m_3 et m_4, partant de ce point, décrivent chacun une boucle sur le côté du rectum avant de revenir vers l'avant du corps.

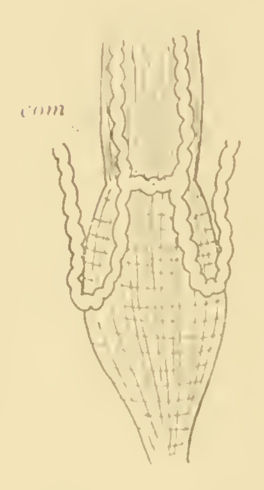


FIG. 30*t*. — Schéma de carrefours tubulaires malpighiens à commissure, *com*.

Accidentellement, les points de communication ou de contact peuvent être multiples, comme dans la FIG. 23*t*. Il est possible aussi que dans certaines espèces, ou chez certains individus, la jonction des tubes ne soit pas intime; ainsi, chez *Acocephalus*, les deux anses élémentaires réunies en carrefour se séparent souvent dans les dissections. Mais très généralement, l'aspect superficiel lui-même des tubes, à leur quadruple jonction, permet d'affirmer, au moins pour la plupart des espèces, la nature tubulaire du carrefour. Des coupes en série pratiquées chez *Athysanus obsoletus* permettent de suivre la continuité des lumières sans doute possible. Là où la jonction se fait non pas simplement en croix, mais, d'après le schéma ci-contre, FIG. 30*t*, par un tube de passage, *com*, entre les deux anses, aucune raison n'est indiquée de douter de la présence d'une lumière. L'aspect bosselé caractéristique des tubes excréteurs est bien prononcé même sur ce court tronçon. Ce dernier mode de jonction est surtout développé chez *Gargara genistæ* (*Membracidæ*), chez *Ulopa reticulata* (*Ulopidæ*), FIG. 22*t*, et chez les *Typhlocybini* : *Chlorita flavescens*, *Kybos smaragdulus*, FIG. 31*t*, *Typhlocyba candidula*, FIG. 19*t*, et *Alebra albostriella* FIG. 20 et 30*t*.

Il semble permis de remonter du compliqué au simple et de conclure de la communication entre les quatre lumières dans le cas d'un carrefour au même fait dans le cas de deux anses.

Les cas avérés de conjugaison des tubes de Malpighi en anses tubulaires sont peu nombreux. GIARD (93) a signalé celui des larves de Cécidomyes : « Ces tubes, écrit-il, au nombre de deux, sont soudés en une anse élégamment recourbée » (op. cit., p. 109).

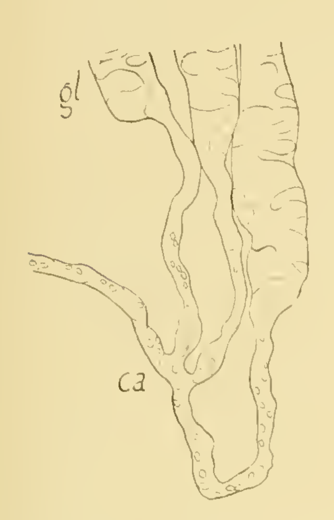


FIG. 31 *t*. — *Kybos smaragdulus*, carrefour distal, *ca*, des tubes de Malpighi ; — *gl*. portion dilatée. — Gr. : 80.

SCHINDLER (78) signale le dispositif comme assez fréquent chez les hémiptères et cite *Dorthesia*, parmi les Coccides. DUFOUR (58) compte, chez *Leptopus*, pour les « vaisseaux hépatiques », « quatre insertions distinctes qui correspondent à deux anses continues plus ou moins flexueuses » (op. cit., p. 355); mais il ne dit pas combien il compte de tubes.

Comme carrefour bien caractérisé, on peut citer celui que SIRODOT (58) décrit chez les Carabiques, où il affirme la continuité des épithéliums, mais par un cordon plein; les lumières ne communiqueraient pas.

En somme, on peut dire que le mode de terminaison en carrefour est fort peu répandu chez les insectes, en dehors des homoptères supérieurs. Sa fréquence, et on peut dire sa généralité pour certains groupes de ces derniers, est d'autant plus frappante.

TERMINAISONS PROXIMALES DES TUBES DE MALPIGHI. — Les terminaisons proximales sont tout aussi variées que les distales.

Chez aucun des insectes du groupe dont nous nous occupons, les quatre tubes de Malpighi ne restent distincts jusqu'à leur jonction avec le médiintestin. Mais toujours ils se réunissent entre eux, au moins partiellement, plus ou moins près du tube digestif; tantôt la confluence ne se fait qu'entre deux tubes, comme chez les *Cercopidæ* : on trouve alors à un niveau donné deux tubes isolés et un uretère; tantôt il y a couplage des tubes sur deux uretères; tantôt enfin, tous les quatre se groupent sur un collecteur unique.

1er cas. — Deux tubes restent libres et les deux autres confluent en un uretère chez les *Cicadidæ*; *Tettigonia viridis* (*Tettigonini*) se rapproche aussi, nous l'avons vu, sur ce point encore, des *Cercopidæ*.

Tous les *Jassidæ*, au reste, sauf les *Bythoscopini*, font de même, ainsi que probablement *Ledra aurita* (*Scaridæ*). Les *Typhlocybini*, qui n'ont pas

de poche, offrent l'avantage de montrer le dispositif à découvert, par ex. *Kybos smaragdulus*, FIG. 18_l.

Il est remarquable que chez les deux types à tubes de Malpighi réunis en anses distales, *Allygus* et *Macropsis*, FIG. 21_l, l'uretère réunit, non pas les deux tubes d'une même anse, mais deux branches appartenant chacune à une anse, et ce sont les branches les plus courtes qui confluent ainsi (1). La symétrie bilatérale n'est donc pas troublée.

2e *cas.* — Le système de *deux uretères* est relativement rare. Il ne se présente que chez *Ulopa reticulata* (*Ulopidæ*). Les deux conduits urinaires commencent avant la pénétration des tubes de Malpighi dans la poche; ils sont de même longueur. La dissection permet de les suivre très loin et ils semblent bien rester distincts jusqu'à l'intestin. Ces deux conduits ont, hors de la poche, la structure bosselée si caractéristique.

Ce second cas, de deux collecteurs urinaires, est assez fréquent dans la série des Hexapodes. Il suffit de nommer les Acridiens et les Locustiens, et surtout les Muscides. Le cas précédent, au contraire, semble absolument inconnu en dehors des homoptères étudiés dans ce travail et dans ceux de Gadd et de Nassonow. Le suivant n'est guère fréquent.

3e *cas.* — *Un seul et unique uretère.* C'est le cas de *Gargara genistæ*, FIG. 24_l, et probablement aussi de l'autre représentant des *Membracidæ* dans nos contrés, *Centrotus cornutus*.

Parmi les *Jassidæ*, il n'existe que pour les *Bythoscopini*, pour tous les *Bythoscopini* étudiés. C'est, ainsi que la disposition en anse distale chez *Allygus* et *Macropsis*, une de ces exceptions que l'on est surpris de rencontrer au milieu d'un ensemble déjà exceptionnel. La confluence se fait hors de la poche ou tout près de la recouvrante chez *Idiocerus*, *Pediopsis* et *Bythoscopus*; chez *Macropsis*, elle n'a lieu que dans la poche. Les tubes ne confluent pas tous ensemble à la même hauteur de façon à former un verticille au sommet de l'uretère, mais ils rejoignent l'un après l'autre le collecteur commun.

Sirodot (58) cite le « canal unique » qui caractérise l'appareil urinaire

(1) Cette circonstance fait naître un doute au sujet des données de Giard (93) sur les tubes de Malpighi des Cécidomyes. L'auteur représente ces tubes, qu'il dit être au nombre de deux, comme décrivant ensemble une boucle dont le sommet est ramené tout près de l'insertion des deux extrémités sur l'intestin. On peut se demander si en ce sommet, il n'y aurait pas, au lieu d'un simple contact, une communication avec l'intestin, un uretère.

dans la famille des Grylloniens. Il apporte aussi l'exemple des Stratiomyides (Diptères).

Mais, même avec les *Bythoscopini*, l'uretère unique reste bien un cas exceptionnel dans la série entomologique.



Fig. 32*t*. — *Ulopa reticulata* adulte : intestin postérieur et tubes de Malpighi ; comparer avec fig 22*t*, mêmes lettres. — Gr. : 30.

Dans les trois cas que nous avons passés en revue, il n'y a en définitive qu'une affaire de plus ou de moins dans le sens de la simplification des organes urinaires, au voisinage de l'intestin. La poche, on le conçoit, en est réduite d'autant, particulièrement chez les *Bythoscopini*, où déjà les lacets médiintestinaux sont si peu compliqués. Chez les *Tettigonini* et les *Acocephali*, dont le filtre ventriculaire se rapproche, par son développement, de celui des *Cercopidæ*, les trois voies de drainage malpighiennes sont présentes. De même chez les *Cicadidæ* qui développent si fort leurs lacets. Quant aux *Typhlocybini*, leur uretère, bien qu'extrêmement court, les range avec les *Jassini* (*Athysanus obsoletus*) à la suite des *Tettigonini* et des *Acocephali*.

On le voit, les données anatomiques paraissent, à première vue, bouleverser les groupes systématiques. Nous reviendrons sur cette idée, après avoir parcouru une troisième catégorie de faits anatomiques, non moins dignes de remarque, offerts par les mêmes tubes de Malpighi.

Division des tubes de Malpighi en différentes régions.

Nous l'avons dit déjà, chez toutes les larves et chez presque tous les adultes des types étudiés dans cette division, les tubes de Malpighi comprennent une région d'aspect glandulaire. Chez les *Cicadidæ*, elle est simplement indiquée, nettement chez *Cicada plebeja* et *Tettigia orni*, à peine chez *Cryptotympana pustulata* : à la région grêle, tout à fait proximale, qui prolonge au dehors les lacets de la poche, succède une région très courte, lisse, un peu plus renflée que le reste des tubes urinaires qui sont très longs.

Chez tous les autres types, c'est la région moyenne des tubes qui se renfle et devient lisse [1] comme la région proximale chez les larves des *Cercopidæ*.

[1] Dans sa note du 16 novembre 1910, Gadd signale chez *Tettigonia viridis* le fait que la portion moyenne des tubes de Malpighi est lisse, quelque peu renflée ; que les cellules y renferment

Cette région glandulaire, sauf parmi les *Cicadidæ*, occupe au moins le tiers de la longueur des tubes excréteurs; elle prend parfois des dimensions proportionnellement énormes, surtout chez les *Typhlocybini*, jusqu'à dépasser notablement la moitié du développement des tubes et jusqu'à atteindre à peu près les extrémités distales. Il suffira de parcourir rapidement les dif-



FIG. 33ₜ. — *Megophthalmus scanicus*. — Gr. : 22. *r*, rectum; — *gl*, région dilatée des tubes de Malpighi (l'un des tubes rompu); les autres lettres comme FIG. 14ₜ.

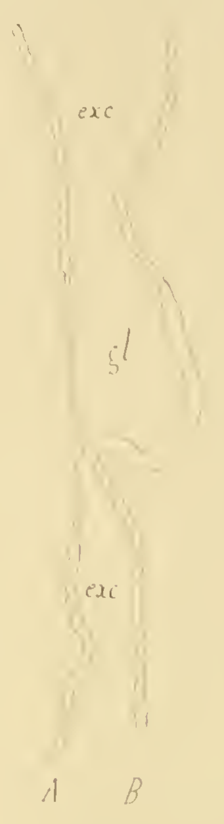


FIG. 34ₜ. — *Acocephalus striatus*; tubes de Malpighi chez l'adulte, *A*, et chez la larve, *B*. — Gr. : 22.
gl, partie renflée chez la larve, ratatinée chez l'adulte; — *exc*, parties excrétrices.

férentes figures de ce texte pour se convaincre de ces faits; les FIG. 33ₜ et 19ₜ sont particulièrement instructives.

Les rares espèces dans lesquelles, à l'exemple des *Cercopidæ*, les adultes manquent de cette région dilatée sont au nombre de trois : l'une, *Ulopa reticulata*, FIG. 32ₜ (comparez FIG. 22ₜ), appartient aux *Ulopidæ*; les deux autres, de la famille des *Jassidæ*, font partie de deux sous-familles différentes : *Macropsis lanio*, FIG. 21ₜ, parmi les *Bythoscopini*, où la règle générale est que la région dilatée persiste, et *Acocephalus striatus*, FIG. 34ₜ et 37, chez

---

un protoplasme très colorable et des noyaux bien arrondis (op. cit., p. 211). Dans la communication préliminaire déjà rappelée (J. PANTEL et E. LICENT, janvier 10), il avait été question de cette particularité chez les *Jassini* en général et chez *Tettigonia* en particulier, entre autres types

les *Acocephali*; il serait intéressant de voir si cette dernière espèce fait aussi exception dans sa tribu. *Macropsis lanio* se comporte d'une façon tout à fait à part : la réduction de la région dilatée se fait non pas aux environs de la dernière mue, comme chez *Acocephalus*, mais à l'avant-dernière, en sorte que la nymphe, FIG. 35_t *A*, non plus que l'adulte, ne présente le renflement qu'on trouve aux tubes de Malpighi larvaires, FIG. 35_t *B*. D'ailleurs, dans les trois espèces indiquées, il ne s'agit pas seulement, comme chez les *Cercopidæ*, d'un simple retour à la grosseur du tube variqueux, avec aménagement d'une lumière bien calibrée et conservation des contours lisses; les tronçons réduits ont ici l'aspect très particulier, spécialement accentué chez *Macropsis*, FIG. 35_t. *A*, et *Acocephalus*, FIG. 34_t. *A* : ils sont tout à fait ratatinés et prennent l'aspect de bâtons noueux. Les noyaux très rapprochés par réduction extrême du cytoplasme font au dehors des saillies parfois plus hautes que le tube n'est large. C'est l'aspect d'organes flétris, FIG. 36.



FIG. 35*t*. — *Macropsis lanio*. — Gr. : 8c. Légende comme FIG. 34*t*.

La couleur des tronçons dilatés est le blanc grisâtre; on ne retrouve pas le beau blanc de lait qui caractérise les tubes soyeux des *Cercopidæ*. *Tettigonia viridis* présente souvent un blanc bleuté particulier.

De part et d'autre de la région médiane ainsi différenciée, les tubes de Malpighi offrent l'aspect variqueux ordinaire, jusqu'aux extrémités distales inclusivement et jusqu'à la paroi de la poche ventriculaire. Dans certains groupes, surtout chez les *Typhlocybini*, FIG. 20_t et autres, comme aussi chez *Ulopa reticulata*, FIG. 22_t, l'aspect variqueux est moins accentué et les cellules s'allongent dans le sens du tube. On ne retrouve pas ici bien individualisée la région effilée proximale qui relie la région glandulaire des *Cercopidæ* et des *Cicadidæ* aux lacets de la poche.

Pour conclure ce chapitre sur l'anatomie macroscopique des tubes de Malpighi, nous ne pouvons mieux faire que de jeter un coup d'œil sur le tableau de la page 110, où sont réunis les points importants touchés dans les pages précédentes. L'étrangeté d'allure de ces organes dans l'ensemble, et l'étrange distribution des exceptions faites à cet ensemble même en ressortiront mieux que dans un texte qui ne pourrait être assez court pour un résumé. Nous avons réuni d'ailleurs, dans ce tableau, aux familles que nous

Tubes de Malpighi chez les Homoptères supérieurs (1).

			I Extrémités proximales				II Partie glandulaire		III Extrémités distales		
			Libres entre elles	Un uretère et deux tubes libres	Deux uretères	Un uretère	Chez la larve	Chez l'adulte	Libres entre elles	Deux anses	Un carrefour
Cicadidæ		*Cicada plebeja*		—			* ?	*			
		Cryptotympana pustulata		?			*	*			
		Tettigia orni		+			* ?	*			
Membracidæ		*Centrotus cornutus*				?	+	+ ?			?
		Gargara genistæ				+	+	+			+
Fulgoridæ	*Fulgorini*	*Cixius cunicularius*			+		—	—	+		
		C. nervosus			+		—	—	+		
		Issus coleopteratus	+				*	*	+		
		Lycorma delicatula	+				—	—	+		
	Delphacini	*Liburnia (pellucida?)*			+ ?		—	—	+ ?		
		L. pellucida, var. dispa			+		—	—	+		
		L. Fairmairei			—		—	—	+ ?		
Cercopidæ		*Aphrophora alni*		+			+	—	+		
		A. salicis		+			+	—	+		
		Ptyelus spumarius		+			+	—	+		
		P. minor		+			+	—	+		
		P. lineatus		+			+	—	+		
		Triecphora vulnerata		+			+	—	+		
		Ampleus mirabilis		+			+	—	+		
Scaridæ		*Ledra aurita*		+ ?			+	+			?
Ulopidæ		*Ulopa reticulata*			+		+	—			+
Paropidæ		*Megophthalmus scanicus*					+	+			+
Jassidæ	*Bythoscopini*	*Bythoscopus flavicollis*				+	+	+			+
		Idiocerus adustus				+	+	+			+
		I. lituratus				+	+	+			+
		I. confusus				+	+	+			+
		Macropsis lanio				+	+ –	—		+	
		Pediopsis virescens				+	+	+			+
	Tettigonini	*Euacanthus interruptus*		?					?		
		Tettigonia viridis		+			+	+	+		
	Acocephali	*Acocephalus striatus*		—			+	—			?
	Jassini	*Allygus modestus*		+			+	+		+	
		Athysanus obsoletus		—			+	+			+
		A. plebejus		?			+	+			+
		Cicadula sexnotata		?							?
		Deltocephalus multinotatus		?			+	?			?
		D. (Minkii?)		+			+	+			?
		Thamnotettix dilutior		?							?
		T. 4-notatus		+			+	+			+
	Typhlocybini	*Alebra albostriella*		?			+	+			+
		Chlorita flavescens					+	+			+
		Erythria aureola		?			+	+			+
		Eupteryx concinna		+			+	+			+
		Kybos smaragdulus		+			+	+			+
		Typhlocyba candidula		—			+	+			+
		T. cruenta		+			+	+			+
		T. sexpunctata		+			+	+			+

(1) Le signe — indique que l'espèce possède la particularité notée en tête de la colonne ; le signe — indique le contraire ; * indique un caractère peu accusé ; + – signifie que la partie renflée des tubes ne dure qu'une partie de la vie larvaire ; ? représente divers degrés de probabilité. Les blancs qui laissent

venons de passer en revue, celle des *Cercopidæ* étudiés dans la première partie, et celle des *Fulgoridæ* qui feront le sujet des dernières pages de ce mémoire. L'impression d'ensemble en sera plus forte. C'est celle d'organes mis hors des voies communes, non seulement par leur physiologie et leur anatomie propres, mais aussi, dans une certaine mesure, par leur manque d'uniformité dans les différents groupes systématiques. Hâtons-nous pourtant de constater, à ce dernier point de vue, que, parmi ces insectes, une grande concordance persiste, somme toute (malgré l'exception des anses malpighiennes de *Macropsis* et d'*Allygus*, et la réduction de la partie renflée chez *Macropsis*), entre les caractères morphologiques externes et biologiques, sur lesquels surtout est basée la répartition en familles et sous-familles, et l'anatomie interne si étrange et en même tant si diversifiée des cicadines. Les groupes des classificateurs restent bien compacts sous les pinces et l'aiguille, au point de vue anatomique où nous nous sommes placés.

Histologie des tubes de Malpighi.

Ce paragraphe sera beaucoup plus court que le précédent.

Des lacets qui sont dans la poche, nous dirons seulement que, chez *Tettigonia*, ils ressemblent à ceux des *Cercopidæ* et nous rappellerons l'extrême minceur de leur paroi chez les types à poche simplifiée, FIG. 15, *m*.

Les cellules des deux parties bosselées ont l'aspect qu'on leur trouve chez les *Cercopidæ*. Il n'y a pas de bordure en brosse bien visible. L'indigo-carmin en excrétion dessine de magnifiques buissons de canalicules intracellulaires comparables à ceux des *Cercopidæ*, chez *Tettigonia*, FIG. 28 et 32, *Macropsis*, *Acocephalus*, FIG. 31, et autres espèces à régions excrétrices bien variqueuses. Ils sont pourtant moins fournis dans la région distale que dans la proximale. Là où l'aspect variqueux s'atténue, par ex. chez les *Typhlocybini*, on ne voit plus guère de moulé par l'excrétion colorée que la lumière du tube et les sinus intercellulaires, par ex. chez *Kybos smaragdulus* et *Eupteryx concinna* (*Typhlocybini*); d'ailleurs, en ce cas, les cellules sont fort plates et laissent une lumière très large.

Le passage des parties variqueuses à la partie glandulaire, plus encore que chez les *Cercopidæ*, se fait progressivement. La FIG. 37 montre une sorte de cupule bien formée par la partie variqueuse et dans laquelle s'encastre, comme un gland, l'extrémité de la région dilatée. Les cellules d'aspect variqueux remontent même un peu haut sur les parois de cette dernière région.

La *région dilatée* est particulièrement intéressante pour nous. Chez les adultes sur lesquels des coupes ont été pratiquées : *Cicada plebeja*, *Idiocerus adustus*, *Macropsis lanio*, *Tettigonia viridis*, *Athysanus obsoletus*, *Kybos smaragdulus*, jamais la lumière n'est rétrécie comme chez les *Cercopidæ* larvaires, FIG. 26. Elle est, au contraire, largement ouverte, FIG. 33, et les cellules, limitées par une membrane nette, sont séparées entre elles jusque près de la basale. Ces cellules ont une base tantôt à contours géométriques, FIG. 30, tantôt moins bien dessinée, FIG. 37. Les noyaux, FIG. 33, sont ronds, avec une membrane nucléaire bien visible et un corps chromatique riche. Le protoplasme dessine des vacuoles bien autrement nettes que chez les larves de *Cercopidæ*, FIG. 27; elles sont enserrées dans des mailles protoplasmiques vigoureuses et très colorables par l'hématoxyline, FIG. 34; le corps de la cellule présente uniformément cet aspect dans toute son étendue.

Chez une larve de *Tettigonia* (l'insecte était sans doute à une phase particulière de sa vie évolutive, probablement aux environs d'une mue), j'ai trouvé cet ensemble notablement modifié. Les deux noyaux, refoulés tout à fait à la base de la cellule, n'étaient plus arrondis; mais, sans plus être entourés d'une membrane bien visible, ils présentaient en coupe quatre ou cinq pointes, exactement placées sur le prolongement de trabécules protoplasmiques assez fortes. Ces trabécules elles-mêmes, toujours très tranchées et bien colorées dans la région des noyaux, et cela sur la moitié de la largeur de la cellule environ, s'estompent et s'effacent vers la surface; la membrane cellulaire est devenue indistincte, et la lumière du tube a presque disparu. Par ces caractères cellulaires, la région dilatée des tubes de Malpighi de *Tettigonia* se rapproche de la région nettement glandulaire des mêmes organes chez les larves des *Cercopidæ*. Mais il reste des différences notables : chez la larve de *Tettigonia*, les noyaux, moins hérissés, gardent un corps chromatique structuré, moins finement cependant que chez l'adulte; le réticulum protoplasmique, moins distendu sans doute par la sécrétion que chez les larves des *Cercopidæ*, reste bien visible dans la région circumnucléaire.

Ce qui porte à croire qu'il s'agit là d'un état en rapport avec la dernière mue, c'est qu'un adulte tout frais a montré aussi des noyaux à contours irréguliers, mais moins que chez la larve précédente, sans membrane distincte, avec un réticulum cytoplasmique très flou. Serait-ce là un état analogue (mais moins marqué) à celui que nous avons trouvé chez les tout jeunes adultes des *Cercopidæ*?

Chez les adultes de *Macropsis lanio*, d'*Acocephalus striatus*, FIG. 36, et probablement d'*Ulopa reticulata*, la région ratatinée des tubes de Malpighi, ancienne région renflée des larves, n'a perdu aucun de ses noyaux; ils sont simplement rapprochés entre eux, par réduction extrême du corps cellulaire; leur corps chromatique est parfaitement vigoureux. La lumière du tube reste bien ouverte, quoique très irrégulière dans sa forme.

Nous avons déjà rencontré, dans la première partie, le cas d'*Osmylus* (*Hemerobiidæ*, Névroptère), signalé par HAGEN (1852), cité par MAUDE (02), et celui de *Sisyra* (*Hemerobiidæ* encore) étudié par MAUDE; chez ces deux insectes, la région médiane des tubes de Malpighi devient séricigène, en vue de la fabrication du cocon.

Dans le même groupe des névroptères, *Myrmeleon* introduit la variante d'une région proximale séricigène.

On voit que la diversité de position des tronçons hétérogènes sur les tubes excréteurs des homoptères supérieurs n'est point particulière à ce groupe.

Physiologie des tubes de Malpighi.

Comme chez les larves des *Cercopidæ*, nous avons affaire à des organes fonctionnellement excréteurs dans leurs régions variqueuses. Sont-ils aussi fonctionnellement glandulaires dans leur région renflée? C'est douteux.

Régions variqueuses.

A l'état frais, les régions variqueuses sont partout incolores : pas traces de pigments. On n'y voit pas non plus d'excréta naturels figurés, et les essais pour y découvrir des urates sont restés infructueux [1]. Mais partout, et aussi bien dans la région distale que dans la proximale, les cellules éliminent certains colorants injectés dans la cavité générale. Elles se comportent, chez *Tettigonia*, qui a fait le principal sujet des recherches sur ce point, comme chez les *Cercopidæ*, à l'égard de l'indigo-carmin. L'optimum de coloration des tubes, chez les larves et les adultes, peut être atteint dès une heure ou deux après l'injection; l'excrétion commence d'ailleurs quelques minutes après l'opération. Elle se prolonge pendant 17 à 19 heures

(1) Il eût été intéressant de rechercher si les tubes de Malpighi ne seraient pas suppléés dans l'élimination des urates par le corps adipeux, tant chez les *Cercopidæ* que chez les autres homoptères supérieurs. Des essais faits au début de cette année sur la larve d'*Aphrophora salicis* au 3e stade, sur la larve à terme de *Bythoscopus flavicollis* et sur l'adulte de *Cixius nervosus* ont eu un résultat négatif.

sans fatigue apparente de l'animal. On voit l'activité dépuratrice de ces organes, en si grande partie glanduliformes.

La fuchsine acide s'est comportée, en général, comme chez les *Cercopidæ*. Partout, la poche (par les lacets malpighiens) s'est montrée souvent rose et parfois même rouge avant l'intervention de l'acide acétique. Il y aurait là une tendance marquée à l'acidité.

Le bleu de méthylène B, introduit dans l'organisme par les voies digestives, s'est éliminé en vert dans la région bosselée proximale.

Les expériences faites à l'indigo-carmin sur *Kybos smaragdulus* et *Eupteryx* (*Typhlocybini*), *Athysanus obsoletus* et *Allygus modestus* (*Jassini*), et *Acocephalus striatus* (*Acocephali*), n'ont fait que confirmer les résultats précédents.

Si développée donc que soit la partie renflée, jamais elle ne gêne la fonction excrétrice, même dans la région variqueuse distale.

Région lisse et renflée.

Cette région renflée elle-même ne prend jamais part à l'excrétion des colorants. Même chez *Acocephalus* et *Macropsis*, où elle est réduite, elle reste, sous ce rapport, aussi inerte que chez les adultes des *Cercopidæ*; en sorte que la belle natte bleue que forment les tubes de Malpighi chargés d'indigo-carmin est coupée brutalement à mi-hauteur par une zone absolument incolore.

D'aspect glandulaire, fonctionne-t-elle comme glande? Ou bien faut-il ne voir en elle, même dans l'état particulier signalé plus haut chez une larve et un jeune adulte de *Tettigonia*, qu'un simple essai d'activité comme on peut en retrouver, à tous les degrés, dans les organes rudimentaires? Il est resté, en tout cas, impossible d'assigner une fonction utile à l'individu ou à l'espèce, et de découvrir un état pleinement fonctionnel.

Les mâles, comme les femelles, possèdent une région renflée. Par ailleurs, chez *Tettigonia viridis*, les cellules deviennent moins vacuolisées et plus granuleuses pendant l'arrière-saison, vers la ponte de la dernière génération. Enfin, ces insectes pondent sous l'écorce des arbustes. Aucune indication d'un rôle quelconque dans la protection des œufs.

Peut-être autour de la dernière mue pourrait-on placer au moins un éveil de l'activité glandulaire. Mais on n'en voit aucun résultat plausible : les larves des espèces que nous achevons d'étudier sont toutes sauteuses, et au moins aussi agiles que les adultes correspondants; leur mue se fait à

découvert. On ne pourrait donc songer qu'à un vestige de la fonction spumigène des *Cercopidæ* : nous voyons, au sein même de cette famille, cette fonction caractéristique n'entrer en activité, chez les *Ptyelus* australiens à coquille, que dans les derniers moments de la vie larvaire. Les cas d'*Acocephalus*, de *Macropsis lanio* et d'*Ulopa reticulata* favorisent cette interprétation.

Les trois Névroptères dont nous avons parlé plus haut emploient leur soie malpighienne à filer un cocon nymphal. Les larves des *Cercopidæ* soufflent leur écume. Les deux cas de protection sont clairs. Mais que penser d'une soie que fabriqueraient les *Jassidæ* et les autres Cicadines qui nous occupent en ce moment?

CONCLUSIONS RELATIVES AU GROUPE I.

De même que le dispositif digestif, le dispositif sécréteur qui constituait avec lui, chez les *Cercopidæ*, un ensemble si bien aménagé pour une fonction très particulière, tombe, chez les autres cicadines, à l'état rudimentaire; il montre le caractère de grande diversification qui affecte en général les organes rudimentaires. Les exagérations mêmes que nous avons rencontrées dans le développement de la région malpighienne renflée ne font que souligner cette particularité.

En même temps, nous l'avons vu aussi, l'appareil de la poche, destiné à une meilleure utilisation de l'aliment, s'atténue; l'anse médiintestinale se montre moins active dans sa fonction excrétrice et prend des aspects de tronçon banal du tube digestif.

Nous allons maintenant passer à une catégorie d'homoptères dont les systèmes digestif et urinaire, bien différents du type général, n'en gardent pas moins avec celui-ci quelques ressemblances assez marquées.

GROUPE II. — FULGORIDÆ.

Ce qui surprend le plus, dans le tube digestif et les tubes de Malpighi des *Fulgoridæ*, c'est leur rapprochement du type banal, alors que chez les autres homoptères supérieurs, ces mêmes organes s'en éloignaient considérablement.

Nous avons cependant à relever plusieurs particularités qui rappellent la parenté des *Fulgoridæ* avec les *Cercopidæ*.

Espèces étudiées. — Le matériel d'étude a été fourni par les espèces suivantes :

Fulgorini : *Lycorma delicatula* White (¹), de Chine.
Cixius cunicularius L.
Cixius nervosus L.
Issus coleopteratus Fabr.
Delphacini : *Liburnia* (*pellucida* Fabr.?)
L. pellucida Fabr., var. *dispar* Fall.
L. (*Fairmairei* Fall.?)

Nous insisterons surtout sur *Lycorma*. Les autres espèces ne serviront qu'à confirmer ou à étendre les résultats de nos recherches sur l'anatomie comparée des *Fulgoridæ* par rapport aux *Cercopidæ*. Aussi bien, à cause de la petitesse de leur taille, de leur rareté, et de la difficulté qu'il y a à les garder en cage, l'étude des *Fulgoridæ* de nos pays est-elle moins facile que celle de la grande espèce chinoise (²).

Je dois mentionner ici le travail de Kershaw (10) sur *Pyrops candelaria*. Cet insecte présente avec *Lycorma* des traits de ressemblance nombreux sous le rapport de l'anatomie aussi bien que de la ponte et des mœurs en général. L'étude présente ne fera toutefois pas double emploi avec l'étude générale du naturaliste de Macao, puisque nous nous plaçons à un point de vue très spécial.

CHAPITRE I.

SYSTÈME DIGESTIF.

A l'ouverture de l'abdomen de *Lycorma*, on ne peut manquer d'être frappé par l'aspect du peloton rose, fig. 36*l*, *im*, assez gros et très dense, que forme le tube digestif. Ce peloton est pour ainsi dire monté sur un axe représenté, d'un côté, par le long et grêle œsophage, *œs*, et de l'autre côté par l'intestin postérieur, *ip*, court, assez ample, comme perdu au mi-

(¹) Dans les Notes préliminaires (E. Licent, 11*a*, 11*b*), cette espèce est désignée sous le nom d'*Aphana novemmaculata*.

(²) Voir la note additionnelle où j'ai rassemblé mes observations sur les espèces européennes et les renseignements intéressants recueillis en Chine par le P. Perrot sur *Lycorma*. J'ai pu confirmer beaucoup de ces renseignements grâce aux envois nombreux et variés qu'il m'a faits. J'ai tiré beaucoup des données de ce chapitre du matériel que ce missionnaire a bien voulu fixer pour moi ; je les ai complétées au moyen d'exemplaires obtenus d'élevage.

lieu d'un écheveau bien fourni, formé par les tubes de Malpighi, *m*, qui sont roses comme l'intestin et démesurément longs et grêles.

Pour compléter cette esquisse, il reste à signaler à l'avant un sac diaphane, *p*, à parois pochées, qui, naissant vers la jonction de l'œsophage avec le médiintestin, c'est-à-dire sur le peloton, se dirige dorsalement, aplati sur l'œsophage, vers la tête, et pénètre jusqu'au sommet du front. La forme d'ensemble de ce sac aplati est celle d'un triangle allongé, le sommet vers la tête, dans laquelle il se prolonge par un tube assez étroit. Vers l'arrière, sur le peloton, la base du triangle dessine une courbe légèrement trilobée. Je n'ai rien vu qui rappelât la grande ampoule abdominale signalée, chez *Flata marginella* par BUGNION et POPOFF (07).



FIG. 36*t*. — *Lycorma delicatula*, larve de 8mm. — Gr. : 10. *m*, tubes de Malpighi; — *p*, poche; — *im*, médiintestin; — *ip*, intestin postérieur; — *ms*, muscle suspenseur du peloton médiintestinal; — *œs*, œsophage.

L'intestin de tous les *Fulgoridæ* cités plus haut présente les grands traits que nous venons d'indiquer : le long œsophage, le peloton, le sac. Les tubes de Malpighi varient davantage.

Œsophage.

L'œsophage de *Lycorma* ressemble à celui des homoptères précédents, sauf la longueur : il est peu chitinisé, plissé et assez dilatable.

Le proventricule présente des replis valvulaires très développés, FIG. 20, *v*, constitués et distribués comme chez les *Cercopidæ*. C'est-à-dire que

la valvule cardiaque est dissymétrique comme chez les homoptères spumeux; d'abord les plis ne naissent pas à la même hauteur, les plus bas, v_1, naissant en face et à la hauteur du débouché du sac, *p*; de plus, du côté de ce débouché, les plis v_2 résultent moins, on le voit, d'une invagination de la tunique musculaire de la paroi, comme en v_1, que de l'accolement de deux tuniques musculaires, celle de l'œsophage et celle du sac.

Médiintestin.

Poche.

D'après ce que nous venons de dire, on conçoit la nature du sac que nous avons décrit plus haut. Sa position en arrière des plis valvulaires du proventricule le désigne comme un diverticule du médiintestin [1].

Le dispositif est le même chez les autres *Fulgoridæ*. Outre sa dépendance du médiintestin commençant, la position dorsale du sac incline à l'assimiler au diverticule que nous avons étudié chez tous les homoptères supérieurs, sauf les *Cicadidæ* et les *Typhlocybini*, et dans la paroi duquel serpentent les lacets malpighiens et intestinaux. Le nom de *poche* paraît donc convenir au sac dorsal des *Fulgoridæ*.

Remarquons, en effet, qu'avec toute son ampleur, il n'est guère plus considérable [2] que le sac épithélial chiffonné qui, chez les *Cercopidæ*, enveloppe fidèlement, dans les plis de sa paroi, les méandres du médiintestin et des tubes de Malpighi. La tunique musculaire seule diffère par son développement : chez les *Cercopidæ*, elle se tend sur le paquet dense du complexe filtrant ; ici, elle double exactement, dans toute son étendue, une paroi épithéliale bien déployée. Toutefois la paroi de la poche des *Fulgoridæ* n'est pas très unie. C'est un sac à surface très accidentée de plis, de digitations même, émettant dans le thorax deux bras plus considérables ; ces derniers sont probablement les homologues de ceux que Kershaw a vus se prolonger, chez *Pyrops*, jusque dans les *coxæ* des pattes moyennes.

---

(1) Kershaw (10) semble dire que, chez *Pyrops*, l'organe dépendrait de l'œsophage, quand il écrit : « Posteriorly, the œsophagus continues as a very slender tube to the anterior part of the abdomen, where it joins the stomach and gives off a very large diverticulum » (op. cit., p. 115). Si le débouché de ce diverticulum est dans la même position, par rapport à la valvule proventriculaire, que chez *Lycorma*, il n'est pas émis (given off) par l'œsophage, mais par le médiintestin.

(2) Voir la fig. schématique p. 25 où l'on a représenté la poche des *Cercopidæ* telle que permettent de la concevoir les dissections et la comparaison avec les *Fulgoridæ*.

Au-delà du thorax, la poche s'amincit pour aller jusqu'au bout du rostre camus des larves et jusqu'au sommet du front plus pointu des adultes.

Chez *Issus*, FIG. 37_t, les contours de l'organe rappellent ceux qu'il a chez *Lycorma*; chez *Cixius*, ils sont moins mouvementés, FIG. 38_t; mais chez *Liburnia* on retrouve des plis et des digitations plus marqués.

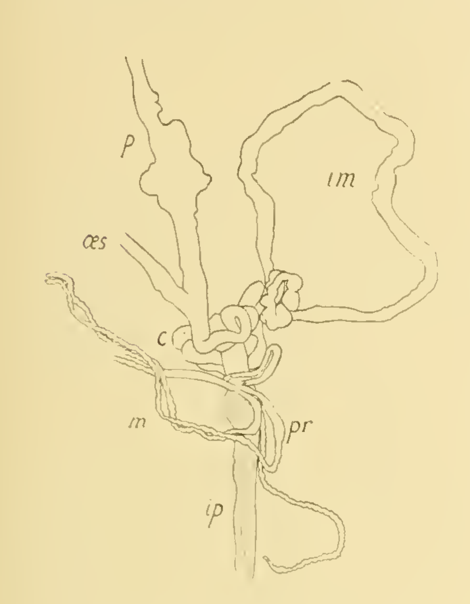


FIG. 37*t*. — *Issus coleopteratus*. — Gr. : 10. *im*, anse médiintestinale libre; — *c*, peloton formé des régions proximale et distale du médiintestin; — *pr*, région proximale des tubes de Malpighi, d'aspect glandulaire; les autres lettres comme FIG. 36*t*.

L'histologie de ce diverticule est fort simple : chez *Lycorma*, la couche musculaire est partout très mince, plus encore que la recouvrante des *Cercopidæ*; elle montre de beaux noyaux allongés. Au sommet, l'épithélium est composé de cellules qui sont assez étroites; mais comme leur hauteur est faible, deux fois égale environ à la largeur, l'assise qu'elles forment, même doublée de la couche musculaire, ne constitue jamais qu'une paroi fort mince. Chez *Cixius* et les *Delphacini*, les cellules épithéliales sont un peu plus hautes. D'ailleurs, chez *Lycorma*, au voisinage de l'intestin, et au fur et à mesure que l'on se rapproche de la base de l'organe, la hauteur des cellules augmente notablement, jusqu'à prendre sensiblement la taille de celles du médiintestin, FIG. 20. C'est en somme l'aspect du médiintestin que l'on trouve en ce point, moins la bordure en brosse, et pas du tout celui de l'œsophage ou du proventricule. En même temps que leur hauteur augmente, la base des cellules se rétrécit, et leur sommet s'arrondit; elles forment, en cet état, à la base du sac, des replis assez importants pour obturer la lumière relativement étroite par laquelle il communique avec l'intestin. La hauteur des cellules diminue un peu en face des plis valvulaires, v_1 et v_2, et fait ainsi transition aux cellules du médiintestin.

L'épithélium de la poche présente un protoplasme bien granuleux et des noyaux à corps chromatique bien caractérisé, ronds, ovales ou à contours irréguliers mais toujours adoucis. Il n'y a pas trace de bordure en brosse et toute l'assise n'a pas l'air très active. De-ci de-là on aperçoit une cellule plus petite s'élevant à mi-hauteur des autres, avec un noyau beau-

coup plus petit que les autres. Dans la partie inférieure du diverticule, proximale par rapport au médiintestin, les cellules, arrondies ainsi que nous l'avons dit, sont souvent très éclaircies au-dessus du noyau. Mais, même dans cette région, où l'aspect de l'épithélium est ainsi notablement changé, il n'y a pas de bordure.

Nous parlerons du rôle physiologique de la poche après avoir étudié le médiintestin dont elle dépend anatomiquement.

Tractus médiintestinal.

Le tractus médiintestinal débute, en vue superficielle, de façon assez tranchée par le renflement que détermine la valvule; en coupe longitudinale, à hauteur des plis les plus en arrière de la valvule proventriculaire, la bordure cellulaire colorable par la vésuvine apparaît soudain.

Morphologie. — Chez *Lycorma*, le médiintestin entier, nous l'avons vu, est ramassé en un peloton fort dense. Ce peloton est enveloppé d'une membrane mince musculo-trachéolaire, d'un tissu serré, et à beaux noyaux. Et tout le paquet, en dehors duquel restent les tubes excréteurs, est rattaché, par un muscle suspenseur bien individualisé, à l'œsophage, fig. **36***l*, *ms*. Il n'est pas trop difficile de le dévider complètement en déchirant l'enveloppe et en brisant les tractus trachéens qui relient entre eux les lacets du peloton.

On obtient alors un long tube du même ordre de dimensions que le médiintestin des *Cercopidæ*, y compris les lacets cachés dans la poche.

Chez les autres *Fulgoridæ*, le dispositif varie : il est particulièrement intéressant pour nous chez *Cixius*, fig. **38***l*, et *Issus*, fig. **37***l*; à la dissection, il est très facile, chez les trois espèces de ces deux genres mises à l'étude, de déjeter une boucle, *im*, aussi libre que celle des *Cercopidæ*; mais les deux régions proximale et distale du médiintestin, sur un parcours assez long, sont accolées fortement entre elles et les deux tubes ainsi mis en faisceau, d'un aspect variqueux irrégulier, sont roulés en un peloton, *c*, compact et difficile à dévider. Dans les coupes à travers ce peloton on trouve des traces d'une enveloppe commune aux tubes qui le composent.

Dufour (33) a très bien vu l'anse libre, mais il n'a pas distingué la partie libre d'avec les régions pelotonnées; il n'a pas vu non plus le diverticule dorsal.

Sans insister de façon exagérée, on peut assez facilement rapprocher la poche des *Cercopidæ* et celle des *Fulgoridæ* en général; l'anse des *Cercopidæ* et celle de *Cixius* et *Issus*; enfin le peloton libre des *Fulgoridæ* étudiés plus haut et les lacets médiintestinaux logés dans la poche des *Cercopidæ*; les mêmes éléments se retrouvent chez les *Cercopidæ* et les *Fulgoridæ*; ceux-ci manquent de l'ensemble que nous avons trouvé chez ceux-là.



Fig. 38*t*. — *Cixius nervosus*. — Gr. : 10. *ur*, uretère; les autres lettres comme fig. 37*t* et 36*t*.

Les *Liburnia*, fig. 39*t*, présentent une grande simplification du médiintestin. Plus de peloton intégral ou partiel comme dans les genres précédents. L'extrémité distale revient cependant, dernier vestige, croiser l'extrémité antérieure; mais c'est tout ce qui reste des connexions si complexes dans les autres types. Les *Liburnia*, parmi les *Fulgoridæ*, seraient assez comparables, aux *Typhlocybini* parmi les autres familles d'homoptères.



Fig. 39*t*. — *Liburnia sp.*; tube digestif dans son attitude naturelle. — Gr. : 10. *ur*, uretère; les autres lettres comme fig. 36*t*.

Histologie. — L'aspect extérieur du tube médiintestinal développé est assez uniforme chez *Lycorma*. Cependant la partie antérieure a une teinte naturelle plus foncée. Chez *Cixius*, les parties accolées sont plus transparentes et les noyaux y sont plus petits et plus serrés que dans l'anse libre.

Des coupes pratiquées, chez *Lycorma*, au milieu du peloton, montrent dans toutes les sections une structure de paroi absolument uniforme : sur une assez forte enveloppe musculeuse, fig. 23, *musc*, est assis un épithélium formé de très hautes cellules, très étroites (la hauteur peut atteindre six et sept fois la largeur), à parois latérales parallèles, séparées entre elles presque jusqu'à la base, mais serrées les unes contre les autres, pointues parfois vers la lumière. Le protoplasme est riche, très colorable; les noyaux, deux par cellule, se trouvent, à la base, l'un contre

l'autre; ils occupent ainsi toute la largeur de la cellule, et comme une même coupe intéresse souvent les noyaux de toutes les cellules qu'elle touche, tant ces cellules sont étroites, les noyaux dessinent alors une zone sombre, continue, parallèle à l'assise musculaire. Ces noyaux sont généralement de forme ovale.

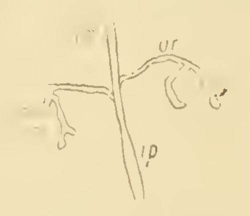


Fig. 40*t*. — *Liburnia sp.*; tubes de Malpighi, *m*, anormaux mais symétriques: — *ur*, uretère normal; — *ip*, intestin postérieur — *im*, médiintestin. — Gr. : 10.

Partout, les cellules présentent cette bordure d'apparence anhiste, très colorable par la vésuvine, qui est si caractéristique de la branche d'aller dans la boucle médiintestinale des *Cercopidæ*. Elle est ici particulièrement épaisse; et comme les cellules sont allongées en forme de doigts, cette bordure, par suite de son épaisseur, forme à leur sommet, des coiffes allongées en rubans; dirigés vers l'axe de la lumière, ces rubans constituent autour de lui des amas parfois considérables et disposés en manchon treillissé.

Chez *Issus*, autant qu'on peut en juger par transparence, l'épithélium médiintestinal ne doit pas être très différent.

Chez *Cixius*, où les cellules sont beaucoup moins allongées et moins serrées, on trouve une bordure beaucoup moins développée aussi. L'épithélium n'est pas absolument uniforme dans tout le tractus médiintestinal. Dans les parties pelotonnées, la colorabilité du protoplasme et surtout des noyaux est plus grande que dans l'anse libre; les cellules y sont aussi plus serrées; en sorte que sur une coupe d'ensemble ces régions du médiintestin se détachent par leur teinte assez sombre.

Chez *Liburnia* (*Fairmairei?*), l'épithélium médiintestinal se rapproche, par l'aspect de ses éléments, de celui de *Cixius*. Mais on ne retrouve plus la légère différenciation que nous venons de signaler dans ce dernier genre. Seulement, alors que dans sa partie antérieure on compte sur une section transversale jusqu'à 13 cellules, on n'en compte guère plus que 8 dans la seconde moitié.

En somme, le médiintestin des *Fulgoridæ* est vraiment très uniformisé dans sa longueur et s'éloigne d'autant de celui des autres homoptères supérieurs.

Physiologie. — Le tractus médiintestinal n'offre à première vue rien de bien spécial au point de vue physiologique. C'est un organe digestif et absorbant qui semble tout à fait ordinaire. Il n'est cependant pas impro-

bable que l'intimité de contact que nous avons constatée entre ses différentes régions chez *Lycorma*, entre ses deux régions extrêmes chez *Issus* et *Cixius*, favorise une filtration qui permette à l'eau de sève de passer plus rapidement au rectum. D'autre part la forme démesurément allongée des cellules épithéliales, dans un très long intestin, est bien faite pour un arrêt et une absorption plus complets des éléments nutritifs.

Quant au diverticule antérieur, la poche, on est assez embarrassé pour préciser ses fonctions.

Kershaw (10), qui l'a étudié chez *Pyrops*, l'appelle d'abord « food-reservoir » ; puis il se ravise et écrit : « The great size and numerous diverticula (l'auteur aurait pu ajouter l'aspect de l'épithélium, qui n'est pas celui d'un épithélium digestif) of the food-reservoir scarcely seem to justify the use of this term » (op. cit., p. 116). Et il poursuit : « It probably fulfils some physiological function perhaps separating the wax-products from the food, before the latter passes into the stomach. The great deposit of wax over the interior of the snout could then be accounted for. »

A cela, il y a de grosses difficultés : d'abord, ce dépôt de matières cireuses dans la cavité générale, fût-ce dans la région écartée du rostre frontal, est bien extraordinaire ; jamais, en tout cas, je n'ai pu constater le fait ; et puis, la poche se montre toujours pleine d'air, ou plus exactement, du moins chez *Lycorma*, de bulles d'air assez grosses (1 mm. de diamètre), toutes égales, à enveloppe visqueuse très consistante. Si grande est leur quantité, dans l'espèce indiquée, que dans les dissections, où il est bien difficile de ne pas crever l'organe, on les voit couvrir une bonne partie du bain de dissection et gêner ainsi les observations. Il est possible qu'une partie de ces bulles proviennent des organes respiratoires ; mais après que la grande partie en est sortie du corps, on en aperçoit encore beaucoup dans la poche. Il n'est donc pas douteux que celle-ci ne soit un organe pneumatique. Faut-il aller jusqu'à la rapprocher des sacs trachéens d'autres insectes. Il est certain qu'à voir la marche des larves de *Lycorma*, le corps dressé sur les pattes de devant, malgré le lourd rostre frontal, on est frappé de la prestesse et de la souplesse de leur allure. La rapidité et la coquetterie même de leur pas donne l'idée qu'elles sont allégées d'une partie du poids de leur corps et surtout de leur prolongement frontal.

L'air contenu dans la poche doit être de l'air avalé, refoulé aussitôt après avoir dépassé la valvule proventriculaire, et maintenu dans ce réservoir par les replis de sa région basale.

Intestin postérieur.

Le rectum n'est pas distinct de l'intestin grêle. Mais l'ensemble de l'intestin postérieur fait contraste avec le médiintestin : de la surface unie et lisse et du calibre sensiblement constant de celui-ci, on passe soudain, après un étranglement plus ou moins marqué, à un tube assez ample, mais en général fort chiffonné, tantôt affaissé dans sa largeur et plissé longitudinalement, tantôt ramassé dans sa longueur et plissé en accordéon. Chez *Lycorma*, on trouve une valvule pylorique bien formée. Cet appareil n'est pas caractérisé chez *Liburnia* (*Fairmairei?*). L'épithélium dans son allure générale se ressent de l'état plissé de la paroi. Les cellules y sont hautes, peu chitinisées et très nombreuses sur une section transversale.

Conclusions relatives au tube digestif.

On le voit, le tube digestif des *Fulgoridæ*, dans son tractus direct, se rapproche beaucoup du type ordinaire.

Cependant la constance du diverticule dorsal, la mise en contact des parties extrêmes du médiintestin, la présence d'un muscle suspenseur chez *Lycorma*, d'une anse libre chez *Cixius* et *Issus* constituent ou rappellent autant de traits bien caractéristiques des homoptères supérieurs.

Les tubes de Malpighi vont nous présenter à leur tour une diversité d'allure qui rappelle celle des autres insectes du même ordre (voir le tableau d'ensemble, p. 110).

CHAPITRE II.

TUBES DE MALPIGHI CHEZ LES FULGORIDÆ.

Dans les espèces où la valvule pylorique est bien caractérisée, comme *Lycorma*, FIG. 36, le débouché des tubes excréteurs dans l'intestin se place immédiatement au-dessus des plis valvulaires. Là où manque la valvule, comme chez *Liburnia*, c'est au-dessus de la région de transition entre le médiintestin et l'intestin postérieur, qu'aboutissent les tubes excréteurs. Comme chez les autres homoptères, le médiintestin reçoit ainsi les tubes excréteurs au sortir d'un pelotonnement plus ou moins complet, et en tout cas d'une mise en contact de ses régions extrêmes.

Morphologie.

Nous avons dit que, chez *Lycorma*, les tubes de Malpighi sont extrêmement longs et grêles. Ils sont aussi d'un calibre absolument uniforme, et lisses. Leurs extrémités distales s'attachent dans la région anale, mais sans contact intime entre elles; elles sont très légèrement dilatées. La couleur des tubes est le rose brique.

Chez *Cixius*, *Liburnia* et *Issus*, les différences par rapport à *Lycorma* portent à peu près sur tous les points dont il vient d'être question, avec des variantes cependant.

Les extrémités distales sont souvent atténuées sur la dernière cellule ou les deux dernières chez *Cixius*, FIG. 38_t, et *Liburnia*, FIG. 40_t. Jamais elles ne sont renflées en massue.

Les extrémités proximales sont très diversifiées : *Issus*, FIG. 37_t, comme *Lycorma*, présente quatre tubes excréteurs libres entre eux jusqu'à leur point de jonction avec le médiintestin inclusivement. Les *Cixius*, autres *Fulgorini*, FIG. 38_t, les couplent sur deux uretères. Les *Liburnia* (*Delphacini*) les disposent de même façon; un *Liburnia*, sans doute accidentellement, a montré trois tubes sur chaque uretère, FIG. 40_t. Les uretères sont d'ailleurs assez longs dans ce dernier genre [1].

Les tubes de Malpighi, qui sont lisses chez *Lycorma*, sont variqueux dans les autres espèces; ce caractère est cependant moins accentué que chez la plupart des autres homoptères supérieurs. Les uretères prennent aussi la même conformation. Chez *Issus*, FIG. 37_t, on trouve une différenciation notable de la région proximale, *pr* : les cellules, en vue superficielle, semblent former, dans la hauteur du tube, des moitiés ou des tiers de disques empilés en un cylindre uni. Cette région est plus large que la partie variqueuse. Tout cela fait au moins l'effet d'un vestige de glande.

Les tubes de Malpighi, chez *Cixius*, sont jaunâtres, tandis que les deux collecteurs sont blancs, ainsi que les petites cellules atténuées des extrémités distales. Chez *Issus*, tout est blanc.

---

(1) SIRODOT (58), parlant de *Cixius*, dit que les tubes de Malpighi sont dichotomiques; il voit dans ce dispositif une analogie avec des pyramides de FERREIN dégradées. C'est là une idée qui fait pièce à celle de DUFOUR comparant au foie les tubes de Malpighi groupés sur un collecteur impair.

Histologie.

Les tubes de Malpighi de *Lycorma* comparés à ceux des autres *Fulgoridæ*, ont un aspect cytologique tout à fait à part : en vue superficielle, outre leur pigment rose, qui parait diffus dans le protoplasme et dont il ne reste pas trace dans les cellules colorées à l'hématoxyline, la multitude des noyaux, FIG. 41, également distribués et serrés sur toute la surface, nous éloigne fort des tubes variqueux où ces organites sont répartis deux à deux dans chaque saillie cellulaire.

En coupe transversale, FIG. 35, on retrouve ordinairement, chez *Lycorma*, deux ou trois, quelquefois quatre de ces noyaux. La lumière du tube se montre bien ouverte. La paroi se réduit, sous le microscope, à une couche épaisse de protoplasme comprise entre deux membranes, *mci* et *mce*. La membrane qui limite la lumière, *mci*, supporte une belle bordure en brosse, *bor*; généralement la lumière est circulaire; les noyaux soulèvent seulement un peu la membrane et la bordure sous lesquelles immédiatement ils sont placés. Ces noyaux aplatis possèdent un corps chromatique assez riche. Quant au protoplasme des cellules, qui forment syncytium entre les deux membranes, il est très uniformément granuleux et se colore peu à l'hématoxyline. Ces tubes, en somme, ressemblent beaucoup à la portion proximale réduite des *Cercopidæ* adultes.

On trouve facilement, au pourtour des sections des tubes, des noyaux aplatis qui peuvent appartenir à des tractus musculaires.

Avec les tubes bosselés, FIG. 42, nous revenons à un type plus commun chez les homoptères supérieurs. Mais les canalicules excréteurs intracellulaires sont ici, comme chez les *Typhlocybini*, moins développés que dans les autres tubes bosselés. La lumière envoie des diverticules en doigt de gant ou en fentes, *dr*, au sein des cellules; ces diverticules sont d'ailleurs limités par la membrane cellulaire; ils émettent de courts mais nombreux canalicules dans le protoplasme, lesquels dans l'excrétion de carmin d'indigo forment des aigrettes bleues. Nulle part, on ne peut mettre en évidence une bordure en brosse bien caractérisée.

Physiologie et conclusions.

Nous avons déjà parlé de l'excrétion active de l'indigo-carmin chez *Cixius* et chez *Liburnia* et des pigments de *Lycorma* et de *Cixius*. Il ne nous

reste qu'à noter, comme chez tous les types précédents, l'absence au moins apparente d'acide urique figuré ou d'urates dissous dans les tubes excréteurs des *Fulgoridæ*.

Si l'on ajoute à ce qui précède que la région proximale est différenciée chez *Issus*, on retrouvera les traces, sur les organes malpighiens, de tout ce qui se passe dans les autres familles.

Tout le groupe des *Fulgoridæ* parait donc, lui aussi, être hors des voies communes, en ce qui concerne les deux systèmes excréteur et digestif. Ils forment, à ce point de vue, un groupe bien tranché, compact; car un certain nombre de traits essentiels, et des plus originaux, se retrouvent chez tous ses représentants à l'exclusion des autres insectes. Mais en même temps, par ces même traits, ils rappellent dans une certaine mesure le type des *Cercopidæ*.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES.

Les homoptères supérieurs ou Cicadines sont des suceurs de sucs végétaux. Leur aliment, très pauvre en principes nutritifs, doit être absorbé en très grandes quantités, et le courant intestinal sera dès lors assez rapide.

Il s'agit, pour ces insectes, d'assurer la meilleure utilisation possible d'un aliment diffus, qui risque de séjourner peu de temps dans le tube digestif.

Le problème reçoit des solutions diverses, entraînant des dispositions anatomiques différentes, suivant les groupes.

Chez *Liburnia* (*Delphacini*, *Fulgoridæ*), le tube digestif se rapproche beaucoup du type banal des insectes. Seulement, la partie postérieure de l'intestin moyen, qui est assez court, décrit une anse qui lui fait croiser la partie antérieure; au point de croisement, il y a adhérence par des tractus musculo-trachéolaires; de plus, l'intestin moyen possède, à son extrémité antérieure, un grand diverticule dorsal en forme de sac à parois minces.

Chez *Lycorma* (*Fulgorini*, *Fulgoridæ*), l'intestin moyen, qui est très long, se pelotonne tout entier dans une enveloppe musculo-trachéenne. Le diverticule dorsal, qui est libre, se montre bien développé. Les cellules de l'épithélium médiintestinal sont très hautes. Cette particularité, jointe à la longueur du tractus digestif, développe beaucoup les surfaces sécrétantes et absorbantes.

Cixius et *Issus*, autres *Fulgorini*, réalisent un type intermédiaire : le médiintestin est encore pelotonné et enveloppé, comme chez *Lycorma*, mais seulement dans ses parties postérieure et antérieure intimement accolées entre elles. La partie moyenne dessine une anse, comme chez les *Delphacini*. Le diverticule dorsal est toujours présent. Il est possible que le pelotonnement des deux segments extrêmes du médiintestin permette à la grande partie de l'eau de sève de filtrer à travers les parois et de passer d'un segment à l'autre pour arriver plus directement dans l'intestin postérieur, sans parcourir l'anse libre qui serait réservée à la digestion.

On retrouvera cette anse dans tous les types suivants.

Les *Typhlocybini* (*Jassidæ*) établissent entre les deux extrémités du médiintestin de simples connexions musculo-trachéennes dépendant de la tunique musculaire intestinale. On peut considérer ces connexions soit comme les vestiges soit comme les ébauches d'un diverticule dorsal que nous trouvons bien développé dans les types suivants. La région antérieure du médiintestin est extrêmement dilatée. L'anse se divise en deux régions distinctes ; celle qui prolonge la région dilatée est réservée à la digestion, ainsi que cette région elle-même, où le courant intestinal est nécessairement fort ralenti.

Chez les autres *Jassidæ* et chez les *Membracidæ*, *Scaridæ*, *Ulopidæ* et *Paropidæ*, la partie postérieure du médiintestin pénètre et serpente plus ou moins longuement dans la paroi d'un diverticule dorsal bien constitué, dépendant de la région antérieure ; les régions proximales des tubes de Malpighi se comportent comme la partie postérieure du médiintestin : l'ensemble constitue un filtre qui évacue directement dans l'intestin postérieur la grande masse d'eau de sève. La région antérieure du médiintestin est, ici encore, bien élargie, moins cependant que chez les *Typhlocybini*. L'anse est toujours divisée en deux tronçons distincts. Le premier est réservé à la digestion, ainsi que la région dilatée, comme chez les *Typhlocybini*. L'autre, plus ou moins nettement excréteur, est fermé au courant intestinal.

Les *Cicadidæ* offrent une variante intestinale. La partie antérieure du médiintestin n'a pas de diverticule; la partie postérieure serpente dans la paroi du tractus intestinal lui-même.

Les *Cercopidæ* réalisent avec une perfection particulière le dispositif précédent, le diverticule en plus. Les deux branches de l'anse sont même, chez eux, séparées par un étranglement anatomique qui accentue la limite de la région digestive et de la région excrétrice. Celle-ci est très active.

La présence d'un tronçon excréteur sur le tractus intestinal favorise, chez les larves des *Cercopidæ,* l'établissement d'un tronçon séricigène sur les tubes de Malpighi. On retrouve dans toutes les autres familles de Cicadines au moins des ébauches de ces tronçons glandulaires. La soie des *Cercopidæ* se mêle au contenu de l'intestin postérieur, qui est de l'eau presque pure, filtrée; le liquide anal, rendu ainsi visqueux, est transformé par les larves en ces amas d'écume connus, en différents pays, sous le nom populaire de « crachats de coucou ».

Pour plus de détails, se reporter aux remarques générales d'introduction et de conclusion des principales divisions.

NOTES ADDITIONNELLES.

NOTE I.

Idées de Gadd (02) *et de* Nassonow (98) *sur les lacets intestinaux cachés dans la poche de* Cicada *et d'*Aphrophora spumaria L.

Il faut avouer que le résumé allemand du travail de Gadd (02) publié in-extenso en russe ne semble pas clair sur la définition de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur.

On lit à la page 87 : « Sie (die Malpighi'schen Gefässe) münden in den Dünndarm in der Nähe seiner Austrittstelle aus dem Magen ». Cette seule phrase semble bien placer le point de jonction des tubes de Malpighi sur la première partie de l'intestin terminal, en plein « Dünndarm » ou intestin grêle. Où commence donc l'intestin postérieur? Il est difficile de répondre après avoir lu l'auteur. Nous avons vu, p. 13, qu'il assimile les deux parties de l'anse médiintestinale à deux cæcums aboutés (op. cit., p. 87); pour lui, l'un de ces cæcums (c'est-à-dire, pour nous, le tronçon de l'anse qui revient à la paroi de la poche) pénètre sous la recouvrante pour y décrire des lacets. Gadd cite d'abord cette phrase de Nassonow : « der darmförmige Magenabschnitt (boucle médiintestinale) bildet eine grosse Anzahl unregelmässiger Schleifen und tritt sodann in die Masse der Wandung der verdauenden Magenabschnitt (la poche) über ; » et Gadd ajoute : « Dasselbe Verhalten sehen wir auch bei *Aphrophora* » (p. 89). Mais où finit le médiintestin, l'auteur ne le dit pas expressément ; il semble bien que, dans sa pensée il débouche dans l'estomac (Magen), puisque les zigzags appartiennent, d'après lui, à un cæcum stomacal. Il avoue d'autre part (p. 90) n'avoir pu découvrir une perforation (eine Durchbohrung, p. 89) de l'intestin (d'une façon précise, je suppose que l'auteur veut parler de l'origine de l'intestin postérieur qui devrait ressembler à la pénétration d'un tube à travers la paroi de l'estomac) comme celle que Nassonow, d'après Gadd, décrivait chez les Cigales. J'ai fait remarquer, p. 13, note 1, que ceci ne semble pas cadrer avec la fig. de Nassonow lui-même. Par son idée de deux cæcums stomacaux, Gadd, aussi bien que Nassonow par l'idée d'une perforation, nous ramènerait plus ou moins aux premières conceptions de Dufour (25), qui croyait d'abord que l'anse médiintestinale revenait sur l'estomac pour s'y « dégorger ».

D'ailleurs la légende de la fig. 9 de Gadd ne laisse aucun doute sur l'attribution des lacets cachés sous la recouvrante à l'intestin postérieur. Cette figure est une coupe excellente faite en travers de la gouttière et de la poche. Or Gadd, explicitement, assigne ces lacets à l'intestin grêle quand il écrit : « In einer Falten des Magens [les plis de la membrane épithéliale de la poche (fig. 9, Jc. J.)] tritt der Dünndarm heran (Fig. 9, JJ) » (p. 89). La légende même de la fig. 9 ne fait que répéter cette lecture.

Tous les lacets appartiendraient donc, d'après l'auteur russe, au « Dünndarm », c'est-à-dire à l'intestin postérieur.

Quelqu'un pourrait s'étonner de ces critiques à l'adresse d'un travail dont Gadd lui-même a rectifié les principales erreurs d'interprétation dans sa récente note (10). C'est précisément parce que cette rectification, très sommaire et implicite sur plusieurs points, laisse persister le doute sur la véritable pensée de l'auteur qu'il m'a paru utile d'entrer dans quelques détails.

NOTE II.

Débouché médiintestinal des tubes de Malpighi.

Pour Gadd (02), les tubes de Malpighi, débouchant dans l'intestin grêle, en deviennent du coup des dépendances.

Veneziani (04) écrit : « Tutti, o quasi tutti gli AA. si trovano d'accordo nel definire questi organi (gli tubi di Malpighi) come diverticoli dell' intestino posteriore ... »

Les homoptères que j'ai étudiés sont favorables à l'opinion contraire. D'abord, nous le savons, Gadd a mal vu : les tubes de Malpighi débouchent bien au-dessus de la valvule pylorique.

De plus ils ont montré nettement une bordure en brosse, en particulier chez les *Cercopidæ* adultes dans la région glandulaire réduite, chez *Lycorma delicatula*, etc.

Quant aux autres homoptères, ils ont une tendance à relever très haut sur le médiintestin le point de confluence des tubes de Malpighi; cela est très remarquable, par exemple, chez les Coccides en général (voir Berlese (09), fig. 911), et en particulier chez *Pulvinaria vitis* et *Dactylopius adonidum* que j'ai explorés. Henneguy (Les Insectes, p. 68, fig. 73) reproduit une figure fort intéressante de Witlaczil (85), le système digestif et excréteur de *Psyllopsis fraxinicola*. J'ai vérifié l'exactitude de cette figure pour plusieurs types de Psyllides, en particulier pour une Aphalarine de l'Aune et pour *Livia juncorum*. Très nettement les quatre tubes de Malpighi débouchent en plein sur l'anse que le médiintestin décrit comme chez les homoptères supérieurs, avec, en plus, cette particularité que le débouché se fait à différents niveaux pour les quatre tubes, qui s'élargissent à leur base.

Berlese (09) donne comme règle générale que les tubes de Malpighi débouchent sur la région intermédiaire entre le médiintestin et l'intestin postérieur, im-

médiatement sous la valvule pylorique « al di sotto della valvola pilorica » (op. cit., p. 781); cela non plus ne se vérifie pour aucun homoptère étudié à ce point de vue.

SCHINDLER (78) serait plus près de la vérité quand il place, chez les Cigales, le débouché des tubes de Malpighi dans le pylore (op. cit., p. 56), bien qu'à la page précédente il écrive que, chez les hémiptères autres que les Aphides et Coccides, ils débouchent dans l'intestin postérieur à diverses hauteurs.

NOTE III.

Les Cicadines passent-elles l'hiver ?

LAMEERE (00) écrit, au paragraphe des caractères généraux des Cicadines : « Insectes passant *ordinairement l'hiver à l'état parfait*, se montrant au printemps et disparaissant ensuite, leurs descendants reparaissant vers l'automne » (op. cit., p. 121).

Pour vérifier la première assertion, que j'ai soulignée, je suis parti du principe de LETHIERRY (68) : « Tout insecte qu'on trouve en mars et avril à son degré le plus complet de développement et prêt à s'accoupler, était arrivé déjà à son état parfait dès l'automne de l'année précédente » (op. cit., p. 309).

Or, de toutes les espèces que j'ai chassées en abondance, trois printemps de suite, aucune, sauf peut-être *Ulopa reticulata* et quelques *Typhlocybini*, ne s'est montrée sûrement dans ces conditions. Elles ont débuté par l'état larvaire. LETHIERRY a fait la même observation générale. Il reconnaît pourtant quelques exceptions, par exemple pour le *Bythoscopus venosus* : « très abondant en mars et avril dans les fortifications de Lille » (op. cit., p. 312). Il cite encore *Typhlocyba viridula*, dont « quelques individus passent l'hiver à l'état parfait » (op. cit., p. 360).

M. L. MERCIER m'a montré, vers le 15 février 1912, plusieurs individus adultes de *Chlorita viridula* FALL., pris sur le Lierre; l'espèce abondait sur cette plante à cette époque précoce. Peut-être ces individus avaient-ils passé l'hiver; il est vrai que la température, assez clémente depuis quelque temps, avait pu hâter l'éclosion et l'évolution des larves. J'ai trouvé un peu plus tard les mêmes adultes abondants, avant toute larve, à Gemert. *Zygina rosea* FLOR., adulte, pullulait sur les pins dès le milieu de mars, puis, à la poussée des feuilles, sur *Alnus glutinosa*.

La seule espèce, qui, à Gemert, paraisse vraiment hiverner est *Ulopa reticulata*. J'en ai trouvé 20-25 adultes dans les premiers jours de mai; tous étaient des ♀♀ dont les gaînes ovigères renfermaient des œufs mûrs. L'absence de ♂♂ en ce moment, alors qu'en cours de saison ils sont aussi nombreux que les ♀♀, semble un indice suffisant pour affirmer que celles-ci passent l'hiver.

D'après GRUNER (01), HEYMANS lui a signalé le fait qu'il avait rencontré des *Centrotus cornutus* adultes nombreux en mai. Et il cite FRANCK comme ayant établi

qu'une génération de *Jassus sexnotatus* Fall. hiverne sous les mottes. Ces deux espèces sont rares à Gemert.

Gruner admet comme vraisemblable que des ♀ ♀ de Cicadelles écumeuses passent l'hiver, parce qu'il en a trouvé dont les ovaires étaient encore pleins d'œufs dans une saison très avancée. Il n'est pas rare en effet de trouver les gaines ovigères encore pleines en fin-octobre et en novembre.

Mais Šulc (11) nie qu'aucune espèce d'*Aphrophorinæ* étudiée par lui passe l'hiver : « Imagines sterben vor dem Eintritt des Winters ab, es überwintert keine einzige » (op. cit., p. 150). Je puis confirmer cette assertion pour les *Cercopidæ* que j'ai explorés, même pour *Triecphora vulnerata* qui est rare à Gemert. Aux environs de Nancy, les adultes de cette espèce abondent dès le commencement de mai ([1]); comme on ne trouve plus de *Triecphora* dans la même localité dès les premiers jours de juillet, il est très probable que des larves de l'année avaient précédé.

Certaines espèces, comme *Tettigonia viridis* et *Deltocephalus* (*multinotatus?*), présentent des larves assez nombreuses, à tous stades de développement, jusqu'aux premières gelées. Il n'est pas prouvé que ces larves passent l'hiver. Pour *Tettigonia viridis* on ne voit jamais que de toutes jeunes larves au début de la saison. Cette dernière remarque s'applique aux *Cixius*, aux *Delphacini*, à *Lycorma*, à *Gargara* et à presque tous les *Jassidæ* étudiés.

Rien ne justifie, on le voit, l'assertion de Lameere dans sa généralité.

NOTE IV.

Identification des larves par rapport aux adultes.

En général, les homoptères supérieurs s'élèvent difficilement au laboratoire à cause de leur mode de nutrition. Il faut donc observer les larves et leur passage à l'adulte dans la nature ou dans des cages établies en plein air autour de leurs plantes préférées. Dans les stations où une espèce abondante est isolée, ou n'est mêlée qu'à d'autres espèces très différentes par la taille ou la morphologie, le balancement qui s'établit, lors de la dernière mue, pendant une période en général très courte, entre la diminution du nombre des larves et l'augmentation de celui des adultes est un critérium d'identification. Si les plantes nourricières sont inconnues et si l'on ne trouve pas d'habitat assez favorable à l'observation, il reste la ressource d'entretenir en cage, avec des plantes plus ou moins heureusement choisies, une provision de larves renouvelée périodiquement jusqu'à ce que quelques adultes apparaissent.

En général du reste les larves ont bien la forme des adultes, moins les ailes, et souvent aussi la couleur.

([1]) Communication obligeante de M. L. Mercier.

NOTE V.

Données biologiques complémentaires (1) *sur les espèces de Cercopidæ étudiées dans ce travail* (énumération p. 11).

Remarques générales. Les larves de toutes ces espèces s'entourent d'écume pendant leur vie larvaire.

Les téguments des adultes sont très coriaces.

Les adultes sautent énergiquement, ordinairement sans voler.

Remarquable ensemble dans les époques importantes de la vie pour tous les individus d'une même espèce. dans une même région.

Larves à front arrondi, bien plus proéminent que chez l'adulte.

Ptyelus spumarius. — Larves dès les premiers jours de mai, sur plantes herbacées, et arbustes très variés. Quelques plantes préférées : *Trifolium pratense* L., face inférieure des feuilles; *Cirsium arvense* Scop., rosette terminale; *Spiræa lanceolata* Poir., dont beaucoup de jeunes pousses meurent. Le crachat est souvent à l'aisselle des feuilles. Les larves qui vivent sur des plantes plus tardives sont elles-mêmes en retard. Les membres des plantes sur lesquels les larves s'établissent en grand nombre, sans changer de place et dès le premier développement de ces plantes, sont très déformés : feuilles recroquevillées, entre-nœuds raccourcis, etc. Sur les grandes plantes, la croissance même des membres éloigne les larves du sol. Les larves sont souvent isolées dans leur « crachat »; mais souvent aussi on en trouve 2, 3 ou 4 ensemble, et même 6 et 7.

Les jeunes larves sont en général jaune clair; les plus avancées sont vert tendre. Hémolymphe verte.

Les larves sont le plus abondantes, à Gemert et à Enghien (2), vers les 20 et 25 juin. Les dernières se trouvent dans les premiers jours de juillet.

Les adultes sont extrêmement polychromes; en Hollande, nombreux individus entièrement ou presque entièrement noirs. Sauteurs très énergiques, ils ne font leur bond que si on les agace; on les saisit facilement entre les doigts; ils grimpent bien sur le verre; ils marchent à l'aide de leurs deux paires de pattes antérieures, en traînant les pattes sauteuses. Accouplement en août et septembre, bout à bout (3); a lieu même dans de petites cages de chasse; j'ai trouvé une fois un ♂ mort accouplé encore à une ♀ vivante qui s'en sépara quand je voulus la saisir. Les adultes durent jusqu'aux gelées rigoureuses; beaucoup passent les gelées blanches et durent jusqu'en novembre (1910, 1911). Ils pullulent à Gemert en septembre et octobre; je les ai trouvés relativement rares à Nancy, le 5 juillet 1910.

Ponte sous les écorces des arbustes ou dans les souches vivaces des plantes herbacées.

(1) On évitera de répéter ce qui a été dit incidemment dans le corps du travail.

(2) Sauf mention expresse contraire, les observations ont été faites à Gemert.

(3) Gadeau de Kerville (02) a observé ce mode; mais, d'après lui, le plus souvent le ♂ est à côté de la ♀, les deux têtes s'étant tournées du même côté.

Aphrophora salicis. — Larves dès les derniers jours d'avril, sur les Saules (surtout *Salix fragilis* L., *S. viminalis* L., *S. caprœa* L., jamais sur *S. babylonica* L.), par accident sur d'autres arbustes; s'établissent à l'aisselle des rameaux ordinairement, toujours au premier stade larvaire. « Pleurs des Saules » au maximum vers le 15 juin. Ordinairement 4 ou 5 larves dans le même « crachat », souvent 7 et 8, parfois 12 et 15. Font souvent périr le petit rameau à l'aisselle duquel elles se tiennent. Ces larves ont le thorax et la tête noirs, l'abdomen jaune (1er stade), puis gris plus ou moins cendré, à l'exception des deux somites terminaux qui sont noirs; après la mue, les parties noires sont roux clair; une ligne blanchâtre médiane sur le vertex et le thorax marque la déchirure dorsale de la mue prochaine. Les bourrelets abdominaux des tergites sont rouges ou mauve [mycétome, Sulc (10)[1].

Dernière mue, pour la grande masse, entre les 20 et 25 juin (1910 et 1911); les larves les plus en retard muent à la fin du mois. Les adultes durent jusqu'aux premières gelées en novembre; bon nombre de ♀♀ avaient encore leurs gaînes ovigères pleines, le 4 octobre 1910.

Ponte sous l'écorce des Saules, sur des rameaux du dernier ordre qu'on trouve desséchés au printemps suivant. Après l'éclosion, on remarque les piqûres de l'oviscapte, d'où pendent extérieurement, comme des loques, les membranes vitellines. A chaque piqûre correspond, à l'intérieur, une coque vide. Les jeunes larves descendent aux fourches vivantes les plus proches pour y faire en commun leur écume.

Aphrophora alni. — Mêmes époques que *A. salicis*, avec une semaine environ de retard.

« Crachat » beaucoup plus gluant que celui d'*A. salicis*, ressemblant à une trace de limace, dissimulant à peine les larves, exclusivement établi sur les hautes herbes qui sont sous les Aunes, surtout sur *Spirœa ulmaria* L., *Lythrum salicaria* L., *Lysimachia vulgaris* L., et aussi, mais plus rarement, sur *Humulus lupulus* L., *Cirsium*, *Ranunculus*, etc.

Il semble que la ♀ ponde sur les tiges de l'Aune et que les larves se laissent tomber sur les hautes herbes. On ne trouve en effet jamais de larves que sur les hautes herbes qui sont au-dessous d'Aunes poussés l'année précédente, jamais là où les Aunes ont été coupés l'hiver précédent (1). Jamais je n'ai trouvé de larves sur *Alnus glutinosa* Gaernt. que l'adulte affectionne, mais non exclusivement. Les larves ont le thorax assez foncé, mais violacé et ponctué de noir; l'abdomen est lavé de rose, les bourrelets des tergites sont rouge feu; ces larves sont plus larges que celles d'*A. salicis*. Dernière mue hors de l'écume, comme pour l'espèce précédente, le suçoir planté dans le support.

---

(1) Il y aurait là un fait analogue, mais avec des variantes importantes, à celui que Ball (01) signale pour *A. permutata* : les larves de cette espèce américaine vivent sur *Chrysopsis villosa* et *Lupinus sp.*, tandis que l'adulte ne vit que sur les Pins. D'après l'auteur, l'adulte revient aux premières plantes pour leur confier sa ponte.

Adultes jusqu'aux premières gelées de novembre. On trouvait encore des ♀♀ pleines d'œufs le 21 octobre 1910. — Volent parfois en tours capricieux. Formations adipeuses couleur des cicatrices des Aunes coupés.

Ptyelus lineatus. — Vit sur les côteaux secs, mais herbus et buissonneux des environs de Nancy (Haut du Lièvre). A Gemert, dans les bruyères humides, là où la Bruyère est mêlée de Graminées; en général, les *P. spumarius* sont rares ou manquent en ces endroits. L'espèce disparaît bien avant *P. spumarius* (on n'en trouvait plus d'exemplaires le 3 octobre 1911).

Ptyelus minor vit dans les bruyères avec l'espèce précédente dont il n'est peut-être pas distinct.

Triecphora sanguinolenta. — J'ai étudié des larves de *Triecphora* rapportées de Sarria (Barcelone) par le P. Pantel (*T. vulnerata* ou *T. sanguinolenta*), et qui vivent sur *Orobus*, *Spartium*, *Medicago*, *Lathyrus*.... plantes sur lesquelles elles font leur écume [1]. Elles sont souvent nombreuses dans un même « crachat ».

T. sanguinolenta est très rare à Gemert. Il abonde à Nancy jusqu'au commencement de juillet; le 5 juillet 1910, on n'en trouvait plus que quelques rares individus [2]. Après cette date, on en recueillait encore un grand nombre dans les Vosges.

Ampleus mirabilis. — (Tananarive, Madagascar) [3]. Nom malgache : Jorery.

Vit exclusivement sur *Mimosa*.

Larves abondantes en octobre et novembre, groupées par 40 et 50 dans un même « crachat » énorme, à l'aisselle d'assez forts rameaux. Il faut compter au moins cinq stades larvaires. Les larves jeunes ont l'abdomen gris violacé, sauf l'extrémité qui est noire; le reste est noir dans l'ensemble; aux derniers stades l'abdomen est orné, à la face dorsale, de huit ou dix rangées longitudinales de grosses mouchetures noires sur fond gris violacé : c'est le noir qui domine. Adultes à élytres très polychromes; ils sont faciles à saisir à la main; ils sautent si on les taquine.

Formations adipeuses des bourrelets (mycétome probablement) vert d'eau.

---

[1] Šulc (11) admet comme vraisemblable que la larve de *Triecphora* vit, comme celle de *Cicada*, sous terre. Il est vrai que la larve de *Triecphora* est souvent souillée de terre; cela est dû, non pas à ce qu'elle sort de galeries souterraines comme celle de *Cicada*, mais à ce qu'elle établit son abri écumeux au raz du sol, surtout sur le frêle *Orobus*; l'écume devient plus ou moins terreuse. Sur les plantes plus fermes la larve est plus éloignée du sol.

[2] Dans une excursion où j'ai recueilli nombre d'observations, M. L. Mercier a bien voulu me servir lui-même de guide. Je suis heureux de le remercier ici pour les renseignements intéressants et le matériel abondant qu'il m'a fourni pour l'étude de *Triecphora*.

[3] Les observations ont été faites sur place par le P. de la Devèze, et par moi sur du matériel reçu de lui.

NOTE VI.

Données biologiques complémentaires sur les Cicadidæ, Membracidæ, etc., (énumération p. 79).

Cicadidæ. *Cryptotympana pustulata* (de Tien-Tsin) vit, à l'état larvaire, dans la terre, à une grande profondeur: aux approches de la dernière mue, les larves remontent vers la surface, mais sous les terrains bien compacts, par exemple sous les allées. Couleur jaune terreux.

L'adulte vit et chante dans les jardins de la ville. Répandu dans tout le Tché-ly (P. Perrot).

Membracidæ. *Centrotus cornutus*. — Je n'ai pu découvrir cette espèce à Gemert. L'adulte était devenu introuvable à Nancy dès le 5 juillet 1911.

Gargara genistæ. — Pullule à Gemert, exclusivement sur *Sarothamnus scoparius* Koch. Jamais je n'en ai trouvé sur *Genista anglica* qui abonde dans la même localité.

Larve vert sale; la forme générale du corps est celle d'une pyramide triangulaire dont une arête latérale occuperait la ligne médiane dorsale, tandis que l'anus se trouverait au sommet, la partie antérieure du prothorax formant, avec le front, une base grossièrement convexe. La carène dorsale se termine à l'avant, au-dessus de la tête, en une bosse assez pointue. L'avant du corps est souvent brunâtre, chez les larves avancées. A cause de la forme du corps, la larve se redresse difficilement quand on la met sur le flanc.

La larve de *Gargara* ne saute pas; elle se tient absolument sédentaire sur la tige prismatique du Genêt à balais, la tête en haut, couvrant de ses tibias aplatis deux faces du support, tandis que l'abdomen s'appuie sur une troisième : on dirait d'un bourgeon ou d'une excroissance de cette tige verte. La démarche est assez lente. Formations adipeuses vert bleuâtre [1].

Les adultes apparurent dès la première quinzaine de juillet 1911; on trouve encore des larves jusqu'à la fin du mois. Accouplement en août et septembre. Le 3 octobre, sur 12 individus, tous ♀♀, 10 avaient encore les gaines pleines d'œufs; les deux autres étaient épuisés. A cette date, l'espèce était en décroissance. Les adultes sautent aussi énergiquement que *Ptyelus*. On les saisit pourtant facilement, à l'aide de pinces, par les pattes.

Un certain nombre de larves, pour la plupart au dernier stade, hébergent une larve de *Tachinaire endoparasite*, qui semble libre dans le thorax, la tête tantot vers l'avant, tantôt vers l'arrière, le dos du côté dorsal de l'hôte. Le parasite s'est tou-

[1] Enslin (11) rapporte que les fourmis sollicitent les larves de *Gargara* de façon à en obtenir des gouttelettes d'excrétion anale dont elles s'abreuvent; je n'ai pu observer ce fait.

jours montré unique dans chacun des quelque soixante hôtes que j'ai disséqués. Il accomplit toute son évolution dans la larve de *Gargara* :

1er stade : pas de stigmates postérieurs; quatre vésicules respiratoires évaginables dont l'ensemble est terminal à l'extrémité postérieure du corps. Les deux troncs trachéens principaux sont très réduits. Pas de crochets buccaux; armature pharyngienne visible; fente anale très nette, quand on examine la face ventrale.

2e stade : il existe une plaque stigmatique postérieure; les vésicules respiratoires persistent. Proventricule très net, ne dilatant pas le tube digestif. Celui-ci est vert d'eau dans sa partie antérieure (couleur des formations adipeuses de *Gargara*), plus ou moins brun dans sa partie postérieure.

3e stade : en plus d'une plaque stigmatique postérieure, deux stigmates antérieurs.

Le parasite se libère par effraction de la paroi ventrale de l'hôte, entre le thorax et l'abdomen; la déchirure peut intéresser un des côtés de l'abdomen et même la paroi dorsale; cette blessure est mortelle; l'hôte reste plus ou moins vide de ses formations adipeuses. Aussitôt après, le parasite se met en pupe : tonnelet brun noir, annelé, collé au support par l'extrémité postérieure à l'aide d'une matière noire formant un court ruban. Les pupes passent probablement l'hiver.

Chez deux hôtes, j'ai trouvé, sur le côté droit du thorax, une cicatrice dissymétrique : peut-être s'agit-il du soupirail respiratoire de la larve parasite.

Ce point sera repris dans une étude plus complète.

Scaridæ. Ledra aurita. — Je n'ai trouvé qu'un adulte, tombé des Chênes sur des Aunes qui se trouvaient dessous, le 13 août 1910. Cet insecte saute assez paresseusement. Il s'attache fortement au support. De là vient peut-être qu'on le capture si rarement dans un pays ou les Chênes abondent.

Ulopidæ. Ulopa reticulata. — Ne vit que sur la tige de la Bruyère dont ses élytres bruns à fascies blanches miment l'aspect.

Assez abondant à Gemert, mais pas également dans toutes les bruyères.

J'ai trouvé des larves le 16 juin et encore le 22 juillet. Les adultes abondaient déjà à la première date. Les larves, à part les élytres, ont le même aspect que l'adulte.

Bourrelets à contenu (mycétome?) brun rougeâtre.

Insectes faciles à saisir; peu agiles, et sautant à courte distance.

Les œufs sont remarquablement gros, longs de 1 mm.; un de mûr dans chaque gaine.

On trouve souvent la variété *macroptera* Kb., qui, à Gemert, est en général plus grande que le type.

Paropidæ. Megophthalmus scanicus. — A Gemert, pays de prairies humides, je n'ai trouvé cet Insecte qu'en un endroit fort restreint. C'était en fin octobre 1911, après des gelées blanches; il n'y avait plus de larves. Vit sur l'herbe des prairies; saute paresseusement; facile à saisir.

Jassidæ (*Bythoscopini*). *Bythoscopus flavicollis*. — Larve sur l'Aune; se trouve aussi sur Saule et Chêne, mais là seulement où ces deux essences sont mêlées aux Aunes. Téguments très cassants, gris jaunâtre chez les larves jeunes, puis brun noir, avec bord postérieur des tergites et carène dorsale marqués de blanc. Ne sautent pas. Les premières naissent vers la mi-avril, à l'ouverture des bourgeons; abondent le 1er mai. Difficiles à trouver à l'œil.

Adultes nombreux dès le 16 mai en 1911. Mue d'ensemble en une semaine. La dernière mue se fait à la face inférieure des feuilles, le suçoir fiché dans une nervure. Dernières larves à la mi-juin. Les adultes sont d'abord d'un brun clair uniforme; quand la saison s'avance, on en trouve beaucoup avec des plages blanches à l'extrémité des élytres. Très abondants, comme les larves, au début, on les voit ensuite se décimer dans une proportion considérable; les survivants persistent jusqu'à l'arrière-saison; on en trouvait encore les 4 et 7 octobre 1911, après une gelée blanche.

L'adulte héberge souvent un Nématode (*Anguillulidæ?*) dans la cavité générale.

La larve est souvent parasitée extérieurement par une larve enfermée dans une gaîne noire en forme de porte-monnaie, très résistante, attachée à la face ventrale du thorax, entre la 2e et la 3e paire de pattes, et allongée transversalement. Cela ressemble beaucoup aux « thylacies » décrites par Giard (89); à moins que ce ne soit un *Paniscus*. J'espère étudier ce parasite cette année.

Idiocerus adustus, *I. confusus* et *I. lituratus*. — Larves des deux dernières espèces à Enghien en fin juin et première quinzaine de juillet, sur différentes espèces de Saules (*Salix fragilis* L., *S. caprœa* L.). Vivent en troupeaux. Adultes dès le 24 juillet; très nombreux le 4 août 1909. Il n'y avait plus de larves le 15 juillet 1910. A Gemert, larve d'*I. confusus* au stade I le 10 mai 1912.

L'allure des larves d'*Idiocerus* est assez caractéristique : elles courent par saccades, en trépignant et en retroussant l'abdomen de façon exagérée. Elles sautent peu et lourdement. Si l'on dérange un groupe de ces larves, elles battent en retraite; elles se cachent aussi derrière leur support quand on s'approche.

En projection sur le plan horizontal, le corps de ces larves dessine un triangle dont la base correspond à la ligne du sommet du front.

La larve d'*I. confusus* est verte comme l'adulte; souvent elle porte le même parasite externe que celle de *Bythoscopus flavicollis*.

La larve d'*I. adustus* a la face ventrale rouge feu; la face dorsale est sombre.

Les deux portent sur le dos des poils noirs assez forts.

Les adultes hébergent souvent des *Anguillulidæ* endoparasites. En cage, on retrouve de ces vers sortis du corps d'Insectes morts.

Le bond des adultes, qui est vif, se prolonge régulièrement en un vol bruyant assez long et capricieux, qui les ramène souvent au point de départ. L'insecte, saisi par une patte, bat des ailes très longtemps. Dans des cages où étaient nourris des *Idiocerus*, j'ai cru plusieurs fois entendre une stridulation courte et très discrète.

Adultes encore nombreux le 14 octobre 1910 (surtout d'*I. adustus*) et même le

1er novembre; à cette dernière date, des ♀♀ avaient encore les gaînes ovigères pleines d'œufs parfaitement sains. Les 4 et 5 novembre, on en trouvait encore.

Macropsis lanio. — Ne vit que sur le Chêne (arbres ou futaies), ou, par suite de chute, sur les plantes qui sont sous les Chênes.

Larves en fin mai et surtout en juin. Assez calmes. Sautent lourdement et courent peu. Même forme du corps que pour *Idiocerus.* Couleur vert tendre dans les premiers stades larvaires (se distingue de celle de *Idiocerus confusus* par l'absence de poils noirs sur le dos, par la nuance de la couleur, par l'allure et par l'habitat). La nymphe ♂ est rousse; la nymphe ♀ est vert-pistache. On trouvait encore quelques larves le 23 juillet 1910.

Premiers adultes le 28 juin 1911. La dichromie sexuelle a facilité l'observation suivante : les ♂♂ sont beaucoup moins nombreux que les ♀♀, 2 ♂♂ pour 30 ♀♀ dans une chasse. Les adultes ont duré jusqu'au 13 septembre en 1909; il y avait encore beaucoup d'œufs mûrs dans les ovaires. Encore un individu le 1 octobre 1910.

Le contenu des bourrelets abdominaux est d'un beau vert clair.

Pediopsis virescens. — Vit sur les Saules. Abondant.

Larves en mai 1911, vertes comme l'adulte, à dos bien caréné (la section transversale du corps est triangulaire).

Premiers adultes dans la seconde quinzaine de juin 1911.

Les derniers adultes ont disparu avant le 3 octobre 1911.

Jassidæ (*Tettigonini*). *Euacanthus interruptus* — Trouvé à Enghien, sur les herbes d'un fossé, adulte, du 2 juillet au 4 août 1909; habitat restreint.

Jamais je ne l'ai trouvé à Gemert.

Abondait à Malzéville, près de Nancy, le 5 juillet 1910, sur le revers d'une route; habitat restreint.

Tettigonia viridis. — Prairies fraîches, ombreuses, à Gemert, pas à Enghien. L'abbé PIERRE (06) a bien étudié la ponte de ces insectes sous l'écorce des pousses jeunes d'*Alnus glutinosa.* Cette espèce végétale, rare à Enghien, abonde à Gemert le long des fossés qui bordent les prairies. Aussi *Tettigonia viridis* pullule-t-il dans cette dernière localité, mais seulement dans les régions de prairies; dans les terres cultivées, là où les Aunes font défaut, l'insecte manque.

La couleur d'ensemble des larves est noire à la face dorsale avec une ligne grise médiane, et jaunâtre à la face ventrale; forme assez svelte. Sauteuses intrépides et voyageuses.

Deux générations par an : 1res larves du 11 au 16 mai, sans adultes; en fin juin on ne trouve plus de larves, et les adultes abondent. A la mi-août, l'on retrouve de toutes jeunes larves; cependant les adultes se rencontrent dans des marais jusqu'à six et sept cents mètres de tout arbuste. Les larves et les adultes coexisteront jusqu'aux gelées sérieuses, par exemple jusqu'à la mi-novembre (1910); le 5 novembre 1910,

l'espèce foisonnait encore dans une prairie, où du reste elle est particulièrement abondante toute l'année, ce qui m'a permis de distinguer les deux générations; beaucoup de femelles, à cette date tardive, avaient encore les gaines ovigères pleines.

Les ♂♂ sont très abondants. Comme chez la larve, les formations adipeuses sont jaune safran. Les ♀♀, qui sont d'un beau vert, souvent assez foncé, pâlissent fortement en vieillissant, et on en trouve beaucoup qui sont presque blanches. Les adultes sont des sauteurs très spontanés, souples et actifs; mais ils ne volent pas.

J'ai observé la ponte en cage sur Aune (il est probable que la méthode de *Tettigonia* lui est commune avec la plupart des homoptères supérieurs). La tarière en érection est normale à l'abdomen, plutôt un peu inclinée vers l'avant; la ♀ en frappe l'écorce à coups droits, plusieurs fois. Quant l'appareil est enfoncé, la bête piétine quelque temps; puis, les deux pattes de derrière restant levées, les quatre autres paraissent s'accrocher et tirer sur la tige. La tarière, un peu portée en avant au début, est inclinée en arrière à la fin; la pondeuse est restée jusqu'à un quart d'heure la tarière fichée dans l'écorce. Pour plus de détails, voir l'abbé PIERRE (op. cit.).

Jassidæ (*Acocephali*). *Acocephalus striatus.* — Vit dans les broussailles, le long des haies des fossés et des talus (*Urtica dioica* L., *Rubus*, *Glechoma hederacea* L., etc., Graminées), et aussi dans les pelouses. S'élève bien sur *Urtica dioïca* en cage. N'est abondant nulle part.

Larves reconnaissables à leur front pointu; couleur noir de fumée pour la tête et le thorax, brun noir pour l'abdomen; corps assez plat et large. Sauteuses énergiques.

On en trouvait d'assez avancées le 6 juillet 1909 à Enghien; il y en avait déjà avant le 25 juin. Les adultes apparaissent vers le 15 juillet. J'ai trouvé encore une larve le 3 août.

A Gemert, j'ai trouvé encore des larves le 9 août 1911, dans une pelouse.

Les adultes ont duré jusqu'au 8 octobre 1910; le 27 septembre, des ♀♀ étaient encore pleines d'œufs.

Jassidæ (*Jassini*). *Allygus modestus.* — Sporadique à Gemert et à Enghien. Encore un individu le 12 novembre 1910.

Athysanus obsoletus. — Très abondant dans les prairies marécageuses ou humides à Enghien et à Gemert. Vit sur les Graminées, les Cypéracées et surtout les Joncacées; se tient de préférence à la base des herbes.

A Enghien, larves en fin juin, et jusqu'au 4 août (1910); abondantes le 10 juillet. Sauteuses très actives. La couleur d'ensemble est le gris jaunâtre avec des rangées longitudinales de taches noirâtres sur le dos.

Adultes abondants, le 19 juillet et surtout le 22 juillet 1910.

A Gemert : larves dès avant la mi-mai 1911; encore quelques-unes le 28 juin; on n'en trouvait plus le 14 juillet. Les adultes abondaient le 28 juin. Le 30 novembre 1911 j'en ai encore trouvé en abondance, après des gelées blanches.

Athysanus plebejus. — Premières larves au début de mars (1912) avant tout adulte; premiers adultes le 3 avril; encore des larves le 18.

Cicadula sexnotata, Deltocephalus, Thamnotettix 4-notatus pullulent, comme l'espèce précédente, dans l'herbe des prairies; larves et adultes sautent activement.

Thamnotettix dilutior est plus rare.

Les larves de *Deltocephalus multinotatus*, dont beaucoup de jeunes, étaient abondantes le 18 octobre 1911 (2e génération?) : leur couleur est le noir brillant. Les adultes sont aussi abondants à la même époque.

Jassidæ (*Typhlocybini*). Insectes abondants en automne, à Gemert. J. W. Douglas (76) avait fait la même remarque aux Addington Hills.

Alebra albostriella. — Quercicole exclusif. Encore quelques larves au début d'août. Adulte abondant dans ce même mois et en septembre. Vol assez prolongé parfois.

Chlorita flavescens. — Herbes des prairies, arbustes. Larve jaune pâle, encore assez abondante en août.

Erythria aureola. — Trouvé entre Gemert et Erp, dans la bruyère sèche et courte, sans Graminées ni autres plantes, sur la croupe jamais inondée de Het Lijnt; *Erica* y domine de beaucoup sur *Calluna vulgaris* Salisb. Cette station, assez bien circonscrite, est la seule où j'aie trouvé l'espèce; elle y est assez abondante (1).

Les larves ont les mêmes couleurs que l'adulte : vert-pistache pâle, avec du rouge vers le sommet de la tête. Elles étaient encore fréquentes le 6 septembre 1911 (2e génération?).

Les adultes ont duré jusqu'au début d'octobre et ont disparu assez rapidement.

Sauteurs actifs. Les adultes ne volent pas.

Eupteryx concinna. — Quercicole exclusif. Pullule sur les buissons.

Larves blanc de lait.

Adultes abondants le 29 août 1911. Accouplement bout à bout. Volent facilement.

Kybos smaragdulus. — Préfère l'Aune; à Gemert on ne le trouve que sur cet arbre.

Larves vert foncé; retroussent l'abdomen; abondaient le 12 août 1910; se faisaient rares le 15 septembre. On en trouvait encore quelques-unes le 3 octobre 1911. En 1912 les larves ont apparu fin avril avant tout adulte; fourreaux alaires dès le 10 mai; il y aurait donc 2 générations.

J'ai trouvé des adultes dès le 27 mai 1911. Il y en a jusqu'au début d'octobre. Un adulte m'a montré un parasite externe dorsal, sous les ailes. Il y aurait lieu de voir si ce parasite ne serait pas l'un de ceux que Giard (89) signalait sur *Typhlocyba hippocastani* J. Edw. et sur *T. Douglasi* J. Edw., et auxquels on a déjà fait allusion (thylacies).

(1) Le Dr Mac Gillavry m'écrivait à ce propos : « *Erythria aureola* Fall. est intéressant, puisque cette espèce était mentionnée par Snellen van Vollenhoven pour notre pays, mais elle n'était pas acceptée par Fokker, parce que celui-ci ne connaissait aucun exemplaire authentique. En 1911 je reçus un seul exemplaire des environs de Deventer. »

Typhlocyba candidula. — Sur Saules (*Salix caprœa* de préférence).

Larves blanches. Encore quelques-unes le 29 août 1911.

L'adulte abonde à cette même date. Il vole facilement.

T. cruenta. — Bruyère. Jamais abondant; je ne l'ai trouvé qu'en un endroit assez circonscrit.

Adulte le 6 juin 1911. Plus de larves de toute la saison.

Saute activement; ne vole pas.

T. sexpunctata. — L'adulte abonde en septembre, sur le Marsaux.

NOTE VII.

Données biologiques complémentaires sur les Fulgoridæ (énumération p. 116).

Fulgorini. Lycorma delicatula — Ponte et forme des œufs conformes aux descriptions de Kershaw (10) pour *Pyrops candelaria.* Vit de préférence sur la Vigne.

En Chine [1], éclosion en juin-juillet. A Gemert, en chambre, éclosion les 11 et 12 juin 1910, du 30 mai au 7 juin 1911, le 10 mai et jours suivants 1912. La sortie de la coque s'est faite à 4 h. du matin à peu près en 1911, à 6 h. en 1912, en cinq minutes pour chaque larve, avec abandon d'une dépouille embryonnaire qui pend du micropyle. En trois quarts d'heure, les téguments acquièrent leur couleur. Il y a quatre stades larvaires; dans les trois premiers, la couleur est le bleu noir ponctué de blanc; au dernier c'est le rouge écarlate, avec la carène dorsale et les bords des tergites noirs, et quelques ponctuations jaunâtres. Dernier stade larvaire le 31 juillet 1911, à Gemert.

Les larves sucent en groupe et se recherchent les unes les autres. Elles ne sautent que si on les touche; elles courent, si on les effraie et si on veut les saisir; elles manœuvrent très habilement et rapidement sur leur support pour se dérober aux poursuites.

Les ♂♂ sont peu nombreux.

Cixius. — Bons voiliers; très vifs à prendre l'essor en sautant.

C. nervosus. — Je n'ai pu trouver la larve; vit probablement dans les souches des plantes et dans les buissons de Chênes [2].

Jeune adulte dès le 10 mai (1912); vagabond, toujours peu abondant; il y a pourtant des stations où il paraît moins rare (probablement autour d'un point de ponte).

---

[1] Les observations que j'ai pu faire directement sur l'insecte sont confirmées ou complétées par celles du P. Perrot.

[2] Swezey (07) suppose aussi que les larves de *Cixiini* vivent dans les souches ou sous les écorces; il l'affirme pour *Oliarus koanoa* Kirk.

Accouplements le 13 septembre (1909).

Le 15 septembre (1910), des ♀ ♀ encore pleines d'œufs.

On en trouve encore le 21 octobre 1910.

Très difficiles à nourrir en cage.

C. cunicularius. — Accouplés le 16 juillet 1910.

Issus coleopteratus. — Inconnu à Gemert.

Je l'ai trouvé à Nancy, adulte, mais rare, dans les taillis sur les hauteurs, le 5 juillet et jours suivants 1910.

Un individu hébergeait un Mermithide.

Delphacini. Liburnia. — Sur les herbes des fossés et des prairies humides. Affectionne les Joncs. Larves dès le 20 mars (1912); premiers adultes vers le 26 avril.

Au moins deux générations par an, pour une des deux espèces étudiées.

Sauteurs très actifs et puissants.

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE

Les nombres mis entre crochets, à la suite de la mention bibliographique, indiquent les pages du présent mémoire où l'ouvrage est cité. Cette liste ne comprend que les travaux directement consultés.

1825 *Dufour, L.* : Recherches anatomiques sur les Cigales; Ann. Sc. nat., t. V [12, 15, 18, 34, 92, 96, 131].

1833 *Dufour, L.* : Recherches anatomiques et physiologiques sur les Hémiptères; Mémoires des savants étrangers à l'Acad. des Sc., t. IV [7, 12, 120, 125].

1839 *Doyère, L.* : Note sur le tube digestif des Cigales; Ann. Sc. nat., 2e série, t. XI, zool. [12, 18, 30, 34, 42].

1839 *Dufour, L.* : Quelques observations sur une note de M. Doyère, relative au tube digestif des Cigales; Ann. Sc. nat., 2e série, t. XII, zool. [13].

1843 *Amyot, C. J. B., et Audinet Serville* : Histoire naturelle des insectes, Hémiptères; Roret, Paris [70].

1849 *von Siebold, c. Th., et Stannius, H.* : Anatomie comparée; Paris, 1849. Traduit de l'allemand par A. Spring et Th. Lacordaire [65].

1858 *Sirodot, M. S.* : Recherches sur les sécrétions chez les insectes; Ann. Sc. nat., 4e série, t. X [100, 105, 106, 125].

1858 *Dufour, L.* : Recherches anatomiques et considérations entomologiques sur les Hémiptères du genre *Leptopus*; Ann. Sc. nat., t. X [105].

1868 *Lethierry* : Catalogue des Hémiptères du Département du Nord; Mémoires de la Société des Sciences de Lille [133].

1876 *Douglas, J. W.* : Scarcity of autumnal Homoptera; The Entomologist's monthly Magazine, vol. XIII, no 151 [143].

1878 *Schindler, C.* : Beiträge zur Kenntniss der Malpighischen Gefässe der Insecten; Inauguraldissertation [133].

1884 *Claus, C.* : Traité de Zoologie, traduit par Moquin-Tandon [54].

1884 *Ratte, F.* : On the Larva and Larva-Cases of some Australian *Aphrophoridæ*; Proceedings of the Linnean Society of New South Wales, vol. IX [56, 77].

1885 *Ratte, F.* : v. 1884.

1885 *Signoret, V.* : Sur une note de Ratte; Ann. Soc. Ent. Fr., t. 5, 6e sér. [56].

1885 *Witlaczil, E.* : Die Anatomie der Psylliden; Zeitschrift für wiss. Zool., Bd XLIII [132].

1889 *Meinert, F.* : Contribution à l'anatomie des Fourmilions; Saertryk af Oversv. Danske Vidensk. Selsk. Forhandl. Kjöbenhavn [51, 52, 65].

1889 *Giard, A.* : Sur une galle produite chez le *Typhlocyba rosae L.* par une larve d'Hyménoptère; C. R. Acad. Sc. Paris, t. CIX (*). Voir aussi Sur la castration parasitaire de *Typhlocyba* par une larve d'Hyménoptère (*Aphelopus melaleucus* Dalm.) et par une larve de Diptère (*Atelenevra spuria* Meig.); C. R. Acad. Sc. Paris, t. CIX (*) [140, 143].

1891 *Batelli, A.* : Di una particolarità nell' integumento dell' *Aphrophora spumaria*; Monit. zool. ital., ann. 2 [7].

1892 *Fredericq, L.* : Manipulations de Physiologie [62].

1893 *Giard, A.* : Sur l'organe appelé *spatula sternalis* et sur les tubes de Malpighi des larves de Cécidomyes; Bull. Soc. entom. France, t. 62 [105, 106].

1894 *Giard, A.* : Sur les prétendus œufs de Fourmilion; Bull. Soc. entom. France, t. 63 (*) [65].

1895 *Cuénot, L.* : Études physiologiques sur les Orthoptères; Archives de Biologie, t. XIV [45, 71].

1896 *Mayet, V.* : Une nouvelle fonction des tubes de Malpighi; Bull. Soc. entom. France [51].

1896 *Melichar, L.* : Cicadinen von Mittel-Europa. Berlin [9,11].

(*) Recensé dans « Titres et travaux » de l'Auteur, Paris, 1896.

1898 *Pantel, J.* : *Thryxion Halidayanum* Rond.; La Cellule, t. XV [51].

1899 *Nassonow, H. B.* : Sur la structure du canal digestif des insectes (en russe); Travaux du Labor. de Zool. de l'Univers. impér. de Varsovie (12, 13, 14, 15, 18, 24, 100, 106, 131).

1900 *Fabre* : Souvenirs entomologiques, 7e série. Paris [7, 54, 56, 57, 58, 63, 67, 69].

1900 *Lameere, Aug.* : Manuel de la Faune de Belgique, t. II. Bruxelles [11, 133, 134].

1901 *Ball, E. D.* : The food habits of some *Aphrophora* larvae; Ohio Naturalist, vol. I [136].

1901 *Gruner, Max* : Biologische Untersuchungen an Schaumcikaden (Gatt. *Aphrophora* Germ. und *Philaenus* Stal). Inaugural-Dissertation, Berlin [7, 43, 55, 56, 58, 59, 60, 67, 68, 69, 70, 71, 133].

1901 *de Sinéty, R.* : Recherches sur la Biologie et l'Anatomie des Phasmes. Thèse de Doctorat, Paris; La Cellule, XIX [51].

1902 *Gadd, G. G.* : Ueber den Bau des Darmkanals bei den Larven von *Aphrophora spumaria* L.; Trav. Soc. Natur. de Petersburg, vol. 32 [7, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 24, 30, 31, 32, 35, 36, 37, 48, 49, 51, 54, 103, 106, 131, 132].

1902 *Gadeau de Kerville, H.* : L'accouplement des Hémiptères; Bull. Soc. entom. France [135].

1902 *Maude, H. Anthony* : The Metamorphosis of *Sisyra;* The American Naturalist, vol. XXXVI [64, 113].

1904 *Girault, A.* : Miscellaneous notes on *Aphrophora parallela* Say; The Canadian Entomologist, t. 36 [7, 67].

1904 *Henneguy, F.* : Les Insectes. Paris [52, 132].

1904 *Veneziani, A.* : Valore morfologico e fisiologico dei Tubi Malpighiani. Contributo alla conoscenza del mecanismo dell'escrezione; Redia, vol. II [132].

1906 *Folsom, J. W., et Welles, M. U.* : Epithelial Degeneration, Regeneration, and Secretion in the Mid-Intestine of Collembola; University of Illinois Bull., Vol. IV (The University Studies, Vol. II) [52].

1906 *Hinde, S. L., et Poulton, E. B.* : On the habits of a species of *Ptyelus* in British East Africa; Trans. entom. Soc. London [69].

1906 *Pierre* : Biologie de *Tettigonia viridis* L. et de *Anagrus atomus* L. Remarques cécidologiques; Rev. scient. Bourbonnais, An. 19 [141].

1907 *Berlese, A.* : v. 1909.

1907 *Bugnion, E., et Popoff, N.* : Les glandes cirières de *Flata* (*Phromnia*) *marginella*; Bull. Soc. Vaudoise des Sc. nat., vol. LXIII [58, 117].

1907 *Swezey, O. H.* : Observations on the Life History of *Oliarus Koanoa* Kirkaldy; Proceed. Hawaïan Entomol. Soc., I [144].

1908 *Fiebrig, K.* : Eine Schaumbildende Käferlarve *Pachyscelus spec.* (Bupr. Sap.); Zeitschrift für wissenschaft. Insektenbiolog., Bd. IV [68].

1908 *Guilbeau Braxton, H.* : Origine et formation de l'écume dans les Insectes salivants; The American Naturalist, t. XLII [8, 57, 58, 67, 77].

1908 *Rengel, C.* : Ueber *Myrmeleon formicarius* L.; Sitzungsberichte der Gesellschaft naturforschender Freunde [52, 65].

1909 *Berlese, A.* : Gli Insetti. Milano [7, 29, 39, 42, 43, 59, 66 132].

1909 *Dopp, P., et Gautie, A.* : Manuel de Technique botanique. Paris [62].

1909 *Friederichs, K.* : Die Schaumzikade als Erregerin von Gallenbildungen; Zeitschr. für wissenschaft. Insektenbiolog., Bd. V [41].

1909 *Mac Dunnough, J.* : Ueber den Bau des Darms und seiner Anhänge von *Chrysopa perla*; Archiv für Naturgesch. (v. Wiegmann), Jhrg. 75, Bd. I [33, 65, 99, 101, 102].

1910 *Gadd, G.* : Contributions à l'anatomie comparée des cigales et de *Tettigonia viridis* L. (avec 4 fig.); Revue Russe d'Entomolog., t. X [82, 107].

1910 *Kershaw, J. C. W.* : A memoir on the Anatomy and Life-History of the Homopterous insect *Pyrops candelaria* (or « Candle-fly »); Zoolog. Jahrbüch., Systematik. Bd. 29 [116, 118, 123, 144].

1910 *Pantel, J., et Licent, E.* : Remarques préliminaires sur le tube digestif et les tubes de Malpighi des Homoptères supérieurs; Bull. Soc. entom. de France [83, 108].

1910 *Pierantoni, U.* : Ulteriori osservazioni sulla simbiosi ereditaria degli Omotteri; Zool. Anzeiger, t. 36 [43].

1910 *Sulc, K.* : Pseudovitellus, und ähnliche Gewebe der Homopteren sind Wohnstätten symbiotischer Saccharomyceten; Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl., nº 3 [136].

1910 *Sulc, K.* : Symbiotische Saccharomyceten der echten Cicaden (Cicadiden); Sitz.-Ber. böhm. Ges. Wiss., math.-natur. Cl., nº 14 [136].

1911 *Sulc, K.* : Ueber Respiration, Tracheensystem und Schaumproduction der Schaumcicadenlarven; Zeitschr. für wissenschaft. Zool., Bd. 99 [8, 58, 67, 70, 71, 134, 137].

1911 *Enslin, E.* : *Gargara Genistæ* F. und *Formica cinerea* Mayr.; Zeitschr. für wissenschaft. Insektenbiol., Bd. VII [138].

1911*a* *Licent, E.* : Remarques sur les terminaisons distales et proximales des tubes de Malpighi chez les Homoptères supérieurs (Hém.); Bull. Soc. entom. de France [102, 116].

1911*b* *Licent, E.* : Signification de la dilatation proventriculaire chez les Homoptères supérieurs; ibid. [116].

1911 *Lozinski, P.* : Ueber die Malpighischen Gefässe der Myrmeleonidenlarven als Spinndrüsen; Zool. Anzeiger, Bd. 38 [65].

EXPLICATION DES PLANCHES (*)

PLANCHE I.

FIG. **1.** *Triecphora sp.*, larve, coupe transversale de la région ventriculaire peu au-dessous de l'œsophage (gross. : 158) (voir le schéma de cette coupe, FIG. **6***A*); — *c*, *c'*, *c''*, sections transversales du médiintestin; — *g*, gouttière; — *i*, médiintestin, peu au-dessus de la valvule pylorique; — *m*, tubes de Malpighi; — *m'*, tubes de Malpighi près de déboucher dans l'intestin; — *r*, recouvrante; — *ad*, cellules adipeuses; — *ci*, cavité intestinale de la poche; — *ep*, épithélium de la gouttière et de la poche; — *musc*, couche musculeuse intestinale décollée de l'épithélium; — *nr*, noyau de la recouvrante [23, 29].

La bordure en brosse a été omise.

FIG. **2.** *Ptyelus spumarius*, coupe transversale du faisceau entéro-malpighien descendant du sommet de la poche vers l'intestin grêle, à hauteur de la jonction d'un tube de Malpighi, *m*, avec le médiintestin, *c* (gross. : 355); — *m'*, *m''*, les deux autres tubes de Malpighi; — *n*, enveloppe musculaire du faisceau; — *p*, côté de la poche; — *ad*, bande adipeuse coupée en travers. — A droite, section transversale incomplète d'un des lacets [22, 28].

FIG. **3.** *Aphrophora salicis*, larve sans fourreaux alaires, région de passage entre les deux tronçons de la boucle médiintestinale, en coupe longitudinale (gross. : 158). — *a*, cellules épithéliales de transition; — *c*, impression, peu marquée, de la couche musculaire, à hauteur de l'étranglement, *etr*, qui laisse bien ouverte la lumière du tube; — i_1, tronçon venant du segment conique, digestif; — i_2, tronçon retournant à la poche, calcigène [14, 30, 31].

FIG. **4.** *Triecphora sp.*, larve, coupe transversale de l'intestin grêle peu après sa sortie de la poche (gross. : 158). — *cut*, cuticule de l'épithélium; — *zp*, zone périphérique des cellules épithéliales différenciée [33].

FIG. **5.** *Triecphora sp.* larve, partie postérieure de la cavité intrapariétale de la poche *p* et début du segment conique *cnt* (gross. : 158). — *c*, lacet médiintestinal; —

(*) Sont indiquées entre crochets les pages du texte où l'on se réfère aux figures.

m, une des cinq sections malpighiennes visibles au centre de la figure; — *r*, recouvrante; — *ad*, formation adipeuse; — *ip*, intestin postérieur sorti de la poche; — *vp*, repli de la valvule pylorique; — *ep*, épithélium intestinal de la poche [29]. La bordure en brosse a été omise.

FIG. **6**. *Idiocerus lituratus*, adulte, cellules épithéliales, *ep*, vues de profil sur un lambeau de paroi du segment conique (gross. : 158) [91].

FIG. **7**. *Ptyelus spumarius*, adulte, coupe transversale de la valvule œsophagienne (gross. : 355). — *g*, gouttière; — *p*, coté de la poche; — *v*, pli valvulaire; — *fd*, fente de la valvule vers la gouttière et la poche; — *œs*, paroi de l'œsophage; — *œsg*, fente entre œsophage et gouttière oblitérée à ce niveau [17].

FIG. **8**. *Aphrophora salicis*, larve, deux cellules du tronçon calcigène de la boucle médiintestinale, d'après une coupe transversale (gross. : 355). — *n*, noyau; — *x*, corpuscules plus grands à nodule central coloré par l'hématoxyline; — *y*, corpuscules plus petits [48, 49].

FIG. **9**. *Ptyelus spumarius*, adulte, fixé à la mi-octobre, section transversale du tronçon calcigène de la boucle médiintestinale (gross. : 158). — *n*, noyau avec gros corpuscules chromophiles [54].

FIG. **10**. *Aphrophora alni*, adulte, coupe sagittale du proventricule (gross. : 355). — *g*, gouttière; — *n*, plis épithéliaux de la gouttière; — *p*, côté de la poche; — *v*, plis de la valvule œsophagienne; — *œs*, œsophage [16, 17, 19, 25].

FIG. **11**. *Ptyelus spumarius*, adulte, coupe transversale de l'intestin grêle *ip* après sa sortie de la poche *p* (à rapprocher de la FIG. **2**) (gross. : 355). — *n*, enveloppe musculaire de l'intestin grêle; — *ad*, formation adipeuse, placée, à ce niveau, entre l'intestin grêle et la poche; — le repli *vp* contribue à former la valvule pylorique; — à droite, section transversale incomplète d'un des lacets [22].

FIG. **12**. *Tettigonia viridis*, larve, coupe transversale du complexe formé par les extrémités distales des tubes de Malpighi, *m*, dans la paroi de l'intestin au sommet du rectum (gross. : 158). — *r*, couche musculaire de l'intestin séparée, par les tubes de Malpighi, de l'épithélium, *ep*; — *s*, sinus épithéliaux où se logent les extrémités malpighiennes; — *ep amp*, cellules épithéliales ampulliformes de l'intestin; — *our*, ourlet de ces cellules; — *rect*, lumière du rectum [101].

FIG. **13**. *Aphrophora alni*, adulte, comme FIG. **3**. L'impression de la couche musculaire, *c*, dans l'épithélium est plus marquée [30, 31, 93].

FIG. **14**. *Typhlocyba sexpunctata*, région de passage entre les deux tronçons de la boucle médiintestinale, en vue superficielle (gross. : 158); — lettres comme FIG. **3** [93].

PLANCHE II.

FIG. **15.** *Macropsis lanio*, coupe transversale du sommet de la poche (gross. : 185). — La lumière de la poche, bien ouverte en *p*, se relève en cornes de croissant à droite et à gauche; — sont logées dans l'épaisseur de la paroi de la poche quatre sections étroites malpighiennes, *m*, et une section très vaste du médiintestin, occupant presque toute la figure et offrant, en haut, des cellules épithéliales géantes, *cg*, à gros noyaux, *n*, et sur tout le reste de son pourtour des cellules laminaires. La partie formée de cellules laminaires, libre en *s*, est accolée sur presque tout le reste de son étendue à l'épithélium, *ep*, lui-même laminaire, de la poche; le duplicisme de la membrane résultante, *epc*, se trahit par des décollements locaux, *dec;* l'épithélium de la poche n'est en contact avec la couche musculaire recouvrante, *r*, que dans la région *sr* [87, 88, 89].

FIG. **16.** *Acocephalus striatus*, coupe longitudinale du complexe formé par les extrémités distales des tubes de Malpighi avec la paroi intestinale, au sommet du rectum. — Se reporter à la FIG. **12** pour la comparaison, et pour la signification des lettres (gross. : 158) [102].

FIG. **17.** *Cicada plebeja*, coupe transversale de la poche (gross. : 158). — *c*, section de lacet médiintestinal; — *m*, sections de lacets malpighiens; — *ep*, replis épithéliaux de la poche. — *mc*, couche musculaire du lacet médiintestinal; — *musc*, couche musculaire de la poche [86, 88].

FIG. **18.** *Athysanus obsoletus*, adulte, coupe longitudinale du segment conique (gross. : 158) — *ep*, épithélium à cellules pédiculisées par places; — *musc*, couche musculaire; — *œs*, côté de l'œsophage [91].

FIG. **19.** *Aphrophora salicis*, coupe transversale du complexe rectal (gross. : 158). — Sont visibles, sous une enveloppe commune, *mt*, les sections malpighiennes, *m*, au nombre de sept, et les sections intestinales au nombre de deux, *r* et *ig*; — *mr*, tunique musculeuse propre du rectum [34, 35].

FIG. **20.** *Lycorma delicatula*, larve à terme, coupe longitudinale du carrefour formé par l'œsophage, *œs*, la poche, *p*, et le médiintestin, *mi*; — *v*, proventricule; — v_1, pli opposé à la poche, postérieur; — v_2, pli entre œsophage et poche, antérieur (gross. 158).

On a négligé quelques plis coupés tangentiellement [117, 119].

FIG. **21.** *Idiocerus lituratus*, comme FIG. **3** [94].

FIG. **22** *Ptyelus spumarius*, larve, coupe transversale (suivant *xy*, FIG. **22***bis*) de la région de passage entre les deux tronçons de la boucle médiintestinale (gross. : 158). — *cca*, cellules bourrées de granules calcaires marqués *x* dans la FIG. **8**; — les autres lettres comme FIG. **3** [48, 49].

FIG. **22*bis***. Schéma explicatif pour l'orientation de la figure précédente suivant *xy*; — mêmes lettres.

FIG. **23**. *Lycorma delicatula*, adulte, coupe transversale du médiintestin (gross. : 158). — *musc*, couche musculaire à fibres circulaires intérieures et longitudinales extérieures; — *cp*, cellules épithéliales spéciales; — *br*, bordure en brosse des cellules formant des filaments très allongés qui s'enchevêtrent souvent dans la lumière en une gaîne tubuleuse. En dehors de la couche régulière des noyaux *n*, quelques noyaux plus petits, épars, appartenant sans doute à des cellules de remplacement [121].

PLANCHE III.

FIG. **24**. *Aphrophora salicis*, coupe transversale de la partie proximale d'un tube de Malpighi, entre la région glandulaire et la poche (gross. : 158). — *br*, bordure en brosse; — *mt*, formation musculo-trachéolaire [36].

FIG. **25**. *Aphrophora salicis*, adulte, coupe transversale dans la région glandulaire réduite d'un tube de Malpighi (gross. : 158). — *n*, noyau; — *br*, bordure en brosse; — *lum*, lumière du tube [38].

FIG. **26**. *Aphrophora salicis*, larve, coupe transversale dans la région glandulaire d'un tube de Malpighi (gross. : 81). — *l*, lumière du tube; — *n*, noyau [37, 63, 112].

FIG. **27**. Même coupe; détails d'une cellule (gross. : 450). — *n*, noyau épineux [36, 37, 63, 112] (dessin médiocrement rendu par la gravure).

FIG. **28**. *Tettigonia viridis*, larve, coupe longitudinale de la région excrétrice d'un tube de Malpighi; moulage, par le carmin d'indigo, de la lumière, *l*, et des canalicules intracellulaires, *c ic* (gross. : 355) [37, 72, 111].

FIG. **29**. *Ptyelus spumarius*, larve, coupe longitudinale de la région glandulaire d'un tube de Malpighi (gross. : 158). — *l*, lumière virtuelle du tube, en zigzag [37]. Le réticulum protoplasmique a été trop accentué par la gravure.

FIG. **30**. *Alebra albostriella*, carrefour distal, *cr*, des tubes de Malpighi, en vue superficielle (gross. : 158). — *gl*, région dilatée des tubes de Malpighi, à cellules à base polygonale [104, 112].

FIG. **31**. *Acocephalus striatus*, adulte, région excrétrice d'un tube de Malpighi après injection d'indigo-carmin dans la cavité générale; vue peu profonde en coupe optique (gross. : 355). — *can*, canalicules intracellulaires; — *l*, lumière du tube [37, 111].

FIG. **32**. *Tettigonia viridis*, larve; comme fig. précédente (gross. : 158) [37, 111].

FIG. **33.** *Athysanus obsoletus*, adulte, coupe transversale de la région dilatée d'un tube de Malpighi (gross. : 81). — *l*, lumière du tube [112].

FIG. **34.** Détail de deux cellules de la coupe précédente (gross. : 450). — *n*, noyaux des cellules [112].

FIG. **35.** *Lycorma delicatula*, adulte, coupe transversale d'un tube de Malpighi (gross. : 158). — *n*, noyaux des cellules malpighiennes; — *bor*, bordure en brosse; — *mcc*, membrane basale doublée de la formation musculo-trachéolaire dont on voit trois noyaux, l'un d'eux marqué *n per;* — *mci*, membrane cellulaire interne [126].

FIG. **36.** *Acocephalus striatus*, adulte, coupe transversale d'une région excrétrice, *exc*, avec deux coupes transversales de la région réduite, *gl*, de tubes de Malpighi (gross. : 158). — *n*, noyaux [113].

FIG. **37.** *Acocephalus striatus*, vue superficielle du passage de la région dilatée et lisse, *gl*, d'un tube de Malpighi à la région bosselée proximale, *exc* (gross. : 158). — *c exc*, cellules d'aspect excréteur remontant sur la région dilatée [108, 111, 112]

FIG. **38.** *Ptyelus spumarius*, larve, vue superficielle du passage de la région glandulaire, *gl*, d'un tube de Malpighi à la région amincie, *mf*, qui précède la pénétration dans la poche (gross. : 158) [36].

FIG. **39.** Même objet, vue superficielle du passage de la région glandulaire, *gl*, à la région bosselée, *exc* (gross. : 158) [36, 37].

FIG. **40.** Même objet, extrémité distale d'un tube de Malpighi à peine dilatée. en vue superficielle (gross. : 158) [35].

FIG. **41.** *Lycorma delicatula*, extrémité distale d'un tube de Malpighi, en vue superficielle (gross. : 158) [126].

FIG. **42.** *Cixius nervosus*, coupe longitudinale d'un tube de Malpighi (gross. : 158). — *dv*, diverticules intracellulaires de la lumière, *l*, du tube. Les cellules montrent leur bordure en brosse [126].

TABLE DES MATIÈRES.

DEUXIÈME PARTIE.

TUBE DIGESTIF ET TUBES DE MALPIGHI DANS LES FAMILLES D'HOMOPTÈRES SUPÉRIEURS AUTRES QUE LES CERCOPIDÆ.

ERRATUM

p. 136, 8e ligne, au lieu de deux somites terminaux, lire *trois* somites terminaux.

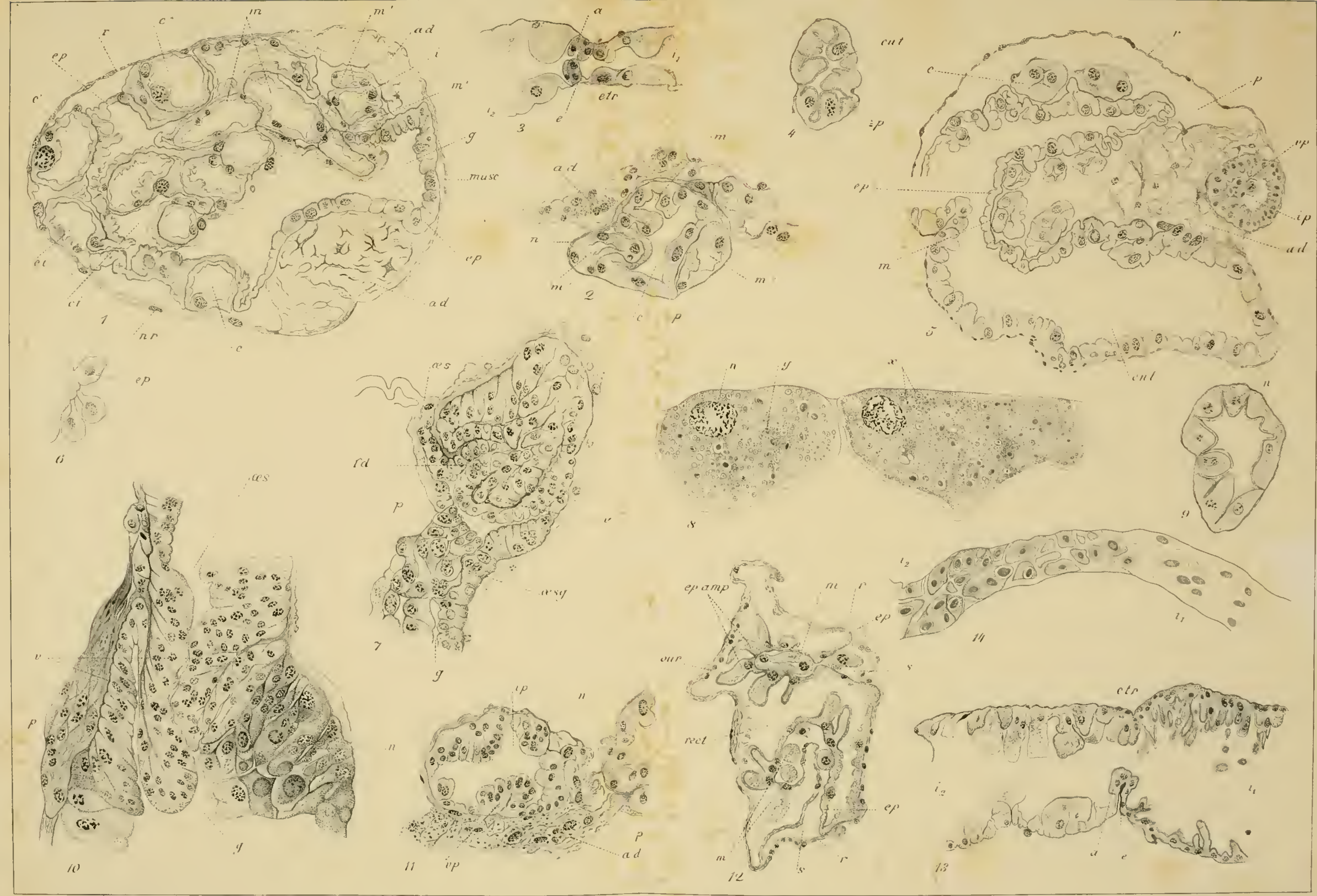
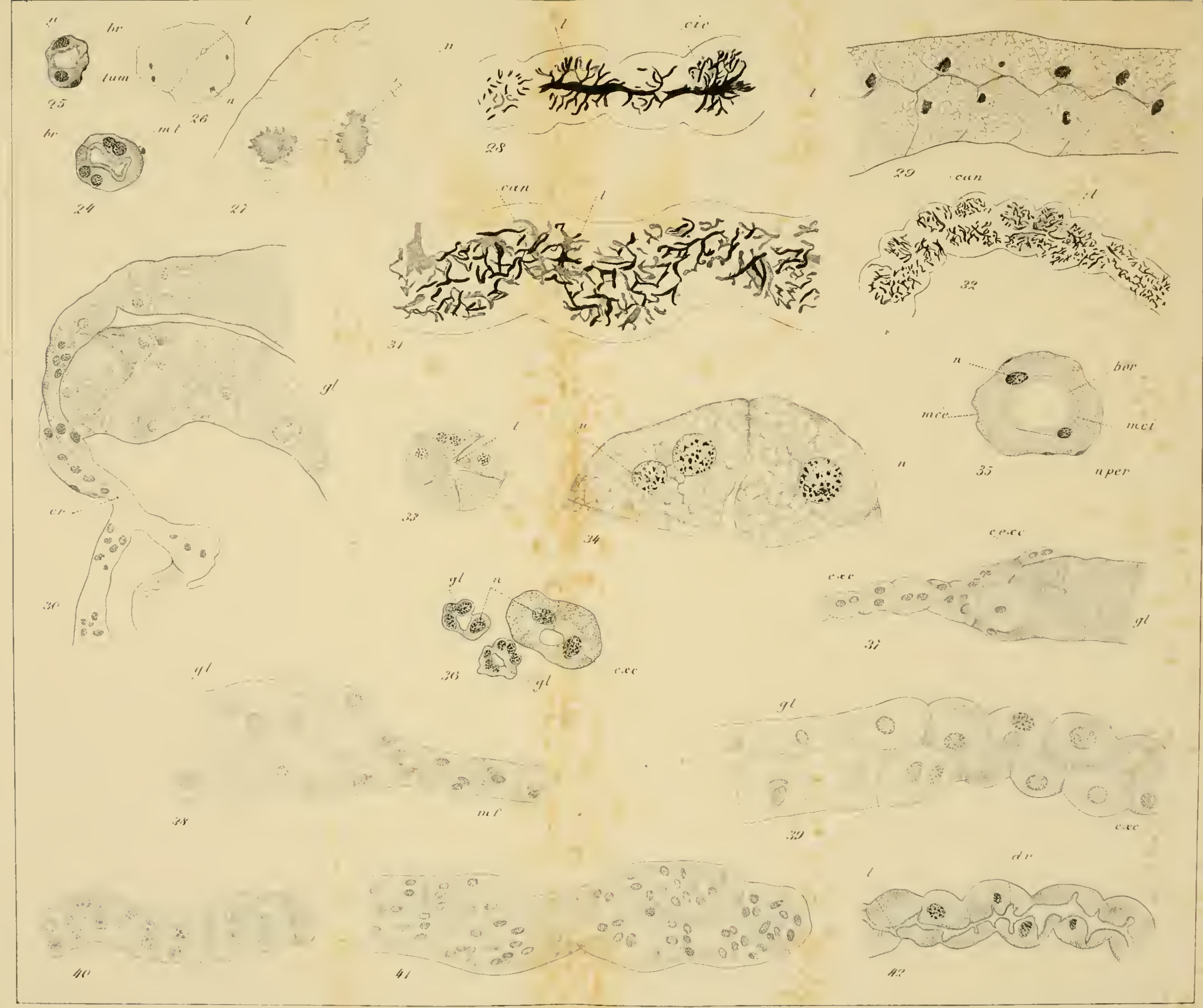

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
m
m'
ad
ep
musc
cut
etr
ep amp
rect
œs
œsg
ip
vp
nr
cl



Planche III.


br
tum
25
26
mt
24
27
n
l
cie
28
29
can
31
32
gl
cr
30
33
34
35
bor
mce
mci
nper
c.exc
exc
37
36
38
mf
39
dr
40
41
42

CONTRIBUTION

À L'ÉTUDE DE

la Spermatogénèse dans le Sagitta bipunctata

PAR

Manoel BORDÁS
(BARCELONE).

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(Mémoire déposé le 29 mars 1912.)

La Spermatogénèse dans le Sagitta bipunctata.

La spermatogénèse et l'ovogénèse de *Sagitta* ont été étudiées par plusieurs auteurs. Mais toutes les descriptions, même les plus récentes, présentent de notables lacunes.

Le travail de Grassi (1883) n'a plus qu'un intérêt historique.

Bolles Lee (1887) a étudié surtout la spermiogénèse. En ce qui concerne les cinèses de maturation, rappelons seulement que l'auteur compte dans les spermatocytes en prophase huit chromosomes et, dans chaque groupe anaphasique, seulement quatre chromosomes. Bolles Lee pense que les huit chromosomes se sont partagés en deux groupes de quatre.

Boveri, en 1890, fixa à neuf le nombre des chromosomes dans l'ovocyte.

Stevens (1902-04) a étudié à deux reprises la spermatogénèse et l'ovogénèse, à une époque où le problème de la réduction était déjà nettement posé. Dans la spermatogénèse, — seul point qui nous intéresse actuellement, — l'auteur compte, comme Boveri, neuf chromosomes spermatocytaires et dix-huit chromosomes somatiques. A la dernière télophase goniale, les dix-huit chromosomes-filles s'uniraient bout à bout en neuf anses. Celles-ci, probablement, ne rentreraient pas en repos, mais passeraient immédiatement au stade de bouquet. Ensuite, — l'auteur ne dit pas comment, — les neuf anses donneraient naissance, sans aucune division longitudinale préalable, à neuf chromosomes diacinétiques, d'abord en forme de V, puis en forme de haltère. La première cinèse, en séparant les deux éléments du haltère, séparerait donc en réalité les deux chromosomes, qui se sont associés bout à bout à la télophase précédente. Ce serait un cas de préréduction après métasyndèse.

Les recherches de P. Buchner (1910) ne contiennent que peu de données sur le problème de la réduction. Touchant la spermatogénèse, l'auteur se borne à résumer le travail de Stevens sans rien y ajouter de nouveau, à cause, dit-il, de la difficulté de la fixation et de la petitesse des éléments. Il faut d'ailleurs reconnaître que, parmi les dessins de l'auteur, plusieurs, fig. 76, 77, 79, 80, 81, 82, 83, sont indéchiffrables. Il est un point cependant sur lequel Buchner insiste tout spécialement, surtout à propos de l'ovogénèse, c'est qu'il ne se produirait aucun dédoublement longitudinal des anses pachytènes, et l'auteur en tire des conclusions de grande portée concernant la réduction.

La description de Stevens s'écarte complètement de ce que l'on connaît maintenant dans tant d'objets au sujet des diverses étapes des cinèses de maturation. Et cela se complique encore du fait que l'auteur admet deux types différents de réduction, pour la spermatogénèse et pour l'ovogénèse de *Sagitta*.

Aussi une étude de la maturation dans le *Sagitta* était-elle hautement désirable.

Le lecteur verra que nos efforts ont été récompensés. Nous avons pu combler les *grandes lacunes* que contiennent les travaux de Stevens et de Buchner.

C'est M. le Professeur Grégoire qui a bien voulu nous indiquer et nous confier ce travail. Les recherches sur le *Sagitta* rentrent dans le plan que notre vénéré Maitre s'est tracé de revoir tous les objets où l'on a prétendu observer des discordances notables avec le schéma général des stades de la maturation. Nous sommes heureux de pouvoir dire ici à M. le Professeur Grégoire notre très vive gratitude pour l'hospitalité si aimable qu'il nous a accordée à son laboratoire, pour le dévouement incessant qu'il nous a montré, pour les conseils dont il nous a constamment assisté et qui nous ont permis de mener à bien ce travail.

Méthodes.

Buchner fait remarquer que la spermatogénèse est d'une étude difficile dans le *Sagitta*, en raison de la petitesse des éléments cellulaires et aussi de la difficulté d'obtenir une fixation satisfaisante. Cela n'est vrai

qu'en partie. Il est clair que la forte cuticule et l'épaisse couche musculaire qui entourent l'animal offrent à la pénétration des liquides fixateurs et des liquides d'inclusion certains obstacles. Et nous avons dû tenter maints essais avant d'avoir fait choix d'une bonne méthode de préparation. Mais, après ces tàtonnements, nous avons réussi à monter des coupes superbes, d'une clarté remarquable. D'autre part, malgré les dimensions restreintes du noyau à certains stades, on peut dire, — un coup d'œil sur nos figures en convaincra dès maintenant le lecteur, — que les images classiques y apparaissent avec une grande netteté.

Nos objets nous ont été remis par M. le Professeur Grégoire, sur le désir de qui ils avaient été fixés à Naples par M. le Professeur Lebrun. Nous exprimons ici à tous deux nos plus vifs remerciements.

Les fixateurs employés ont été : la solution de Gilson, la liqueur de Davis, la solution de Bouin. La solution de Gilson préserve très bien les structures, sans aucune contraction, mais le sublimé corrosif qu'il contient forme avec l'eau de mer des précipités qui voilent la préparation. On peut en partie diminuer cet inconvénient par des lavages à l'eau iodée, soit avant l'enrobage, soit même avant la coloration.

Le fixateur Davis est aussi très bon et ne contracte pas non plus les éléments, mais les coupes ne se colorent que très imparfaitement.

C'est le fixateur Bouin qui nous a donné les plus belles préparations. Il conserve toutes les structures sans contraction; son pouvoir de pénétration est rapide et uniforme, même lorsque l'on fixe des animaux entiers : les coupes se colorent parfaitement et présentent une grande clarté, même dans les plus petits détails.

Pour l'*enrobage*, nous avons suivi presque uniquement le procédé de Carnoy :

Alcool 92°	15-20 minutes.
Alcool 100°	15 minutes.
Alcool + chloroforme (vol. égaux) jusqu'à ce que l'objet tombe au fond du liquide : il y demeure encore après cela . .	1/2 minute.
Chloroforme pur . . .	10 minutes.
Chlor. + paraf. (vol. égaux) à 42°	3-4 heures.
Paraffine pure 52° . . .	20-30 minutes.

Nous avons aussi employé comme dissolvant l'huile de cèdre de cette façon :

Alcool 92°	30 minutes.
Alcool 100°	30 minutes.
Al. + huile	4 heures.
Huile pure	12 heures.
Huile + paraf. 42°. . . .	3 heures.
Paraffine pure 52°	2 heures.

C'est l'enrobage par le chloroforme qui nous a donné les plus belles préparations.

Les coupes en série ont été faites, au Minot, à 4 μ. Pour la coloration nous avons employé surtout l'hématoxyline HEIDENHAIN avec le rouge Congo ou l'éosine.

Quelques remarques seront utiles concernant l'emploi de l'hématoxyline pour colorer le *Sagitta*. Nous avons fréquemment observé qu'un lavage très long par l'eau gâte notablement la préparation et empêche la coloration par le rouge Congo. Nous avons procédé de cette façon :

Alun de fer 25 °/₀ . . . . 15 heures.

Laver très rapidement avec de l'eau abondante et courante, mais seulement ce qui est nécessaire pour enlever l'excès d'alun : 5 secondes sous l'eau d'un robinet suffisent;

Hématoxyline . . . . 24 heures.

Lavage rapide, comme auparavant.

Différencier par l'alun 25 °/₀.

Lavage rapide.

Rouge Congo ou éosine . . . 3-4 secondes.

Lavage très abondant, mais pas trop long.

Monter au baume.

C'est ainsi que nous avons réussi à obtenir de superbes préparations, dans lesquelles apparaissent nettement tous les détails de structure : les chromosomes et tout le matériel chromatique sont teints en noir; les enclaves en divers degrés de coloration, du jaune-rougeâtre jusqu'au noir; le protoplasme en rouge faible; les réseaux ovarique et testiculaire en bleu foncé; les corps périphériques (Randkörper) dans les tonalités les plus diverses; les fuseaux, les centrosomes, les Sphärenbläschen se détachent aussi très bien.

OBSERVATIONS PERSONNELLES.

Structure du testicule.

Avant de commencer notre exposé sur la spermatogénèse de *Sagitta*, nous croyons utile de donner quelques détails sur la structure du testicule [1] et sur la distribution qu'y affectent les cellules en maturation.

Les testicules occupent le dernier segment du corps et sont séparés de la cavité ovarique par une paroi transversale : ils sont au nombre de deux et se trouvent placés symétriquement, un de chaque côté de la ligne médiane du corps. Une coupe transversale des deux testicules a presque une forme elliptique, l'axe transversal étant le plus long, FIG. 1 du texte.

La paroi transversale, placée au fond de l'ovaire, ne se confond pas avec la paroi antérieure des testicules. Près de l'extrémité antérieure de ceux-ci, la membrane qui forme leur paroi ventrale se dégage, à gauche et à droite, de la membrane épithéliale qui recouvre la couche musculaire du corps, FIG. 1. Elle se relève en formant un angle dièdre, dont l'arête se prolonge par la membrane sagittale, *e*, qui sépare les deux testicules. La hauteur de cette dernière membrane, *e*, va en diminuant peu à peu vers la partie antérieure.

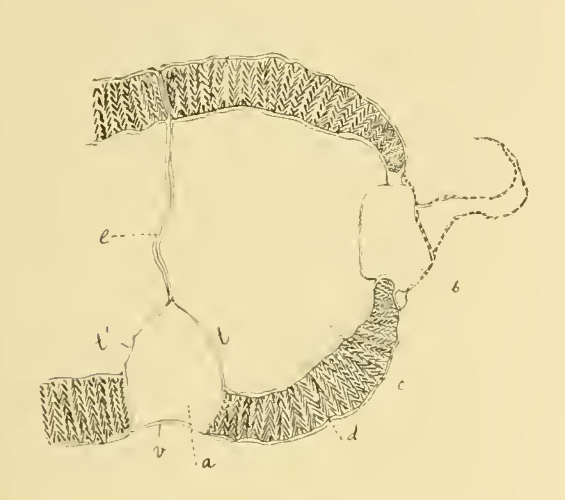


FIG. 1.

C'est ainsi que, en arrière de la paroi transversale du fond de l'ovaire ci-dessus mentionnée, se trouve limitée une cavité, *a*, dont la forme est presque tétraédrique; sa base est formée par la paroi transversale de l'ovaire, sa paroi ventrale est formée par la membrane ventrale du corps, *v*, et les deux autres parois sont constituées par les membranes des testicules eux-mêmes, *t* et *t'*.

[1] Nous comptons pouvoir donner, dans un mémoire prochain, une description plus complète de l'organisation du testicule.

Immédiatement en arrière des nageoires latérales, entre celles-ci et la nageoire caudale, sont placées et font saillie les *vésicules séminales*, une de chaque côté du corps. Ces vésicules, de forme allongée, sont en communication avec la cavité testiculaire par une ouverture percée dans la paroi commune, dans la partie intérieure de celle-ci. Les vésicules, dans leur partie supérieure, se continuent par le *conduit séminal*, qui court de chaque côté du corps, entre les deux membranes qui recouvrent la couche musculaire, FIG. II. A peu près vers la moitié de sa hauteur, le conduit séminal perd ses parois propres et n'est plus limité que par les deux membranes de la couche musculaire, FIG. I, *b*. Dans la plus grande partie de leur parcours, ces membranes sont en contact, sans être adhérentes; quand elles dépassent la région goniale du testicule, elles se montrent écartées l'une de l'autre, et le canal qu'elles forment, devient de plus en plus ample, jusqu'à devenir un large conduit, qui débouche dans la cavité ovarique.



FIG. II.

Au total donc, le conduit séminal a la forme d'un entonnoir, dont le col est très long et dont l'extrémité inférieure se continue avec la vésicule séminale, tandis que l'extrémité supérieure est rattachée au fond de l'ovaire.

La cavité testiculaire, FIG. I, *c*, est traversée par une sorte de réseau à larges mailles, à la façon d'une éponge, et c'est dans les cavités de ce réseau que se trouvent les spermatocytes. Ce réseau, très visible aussi bien dans les coupes longitudinales que dans les coupes transversales, présente des tractus qui le maintiennent relié à la surface interne de la membrane testiculaire, FIG. V, et de même à la paroi qui sépare les deux testicules. Les trabécules, FIG. III et IV, en sont de diverse largeur, parfois filamenteuses, parfois en forme de larges bandes, surtout dans les nœuds où aboutissent plusieurs tractus. Ce réseau, contrairement à la description de BUCHNER, représente, dans les testicules, l' « Ovarialnetz » décrit par cet auteur dans l'ovaire.

Au sein des mailles du réseau, les spermies pourvues déjà de leur

queue, sont en mouvement, même avant de terminer leur complète évolution; et dans leurs mouvements, visibles *in vivo*, elles entraînent et poussent les autres groupes de spermatocytes, qui sans cela resteraient immobiles.

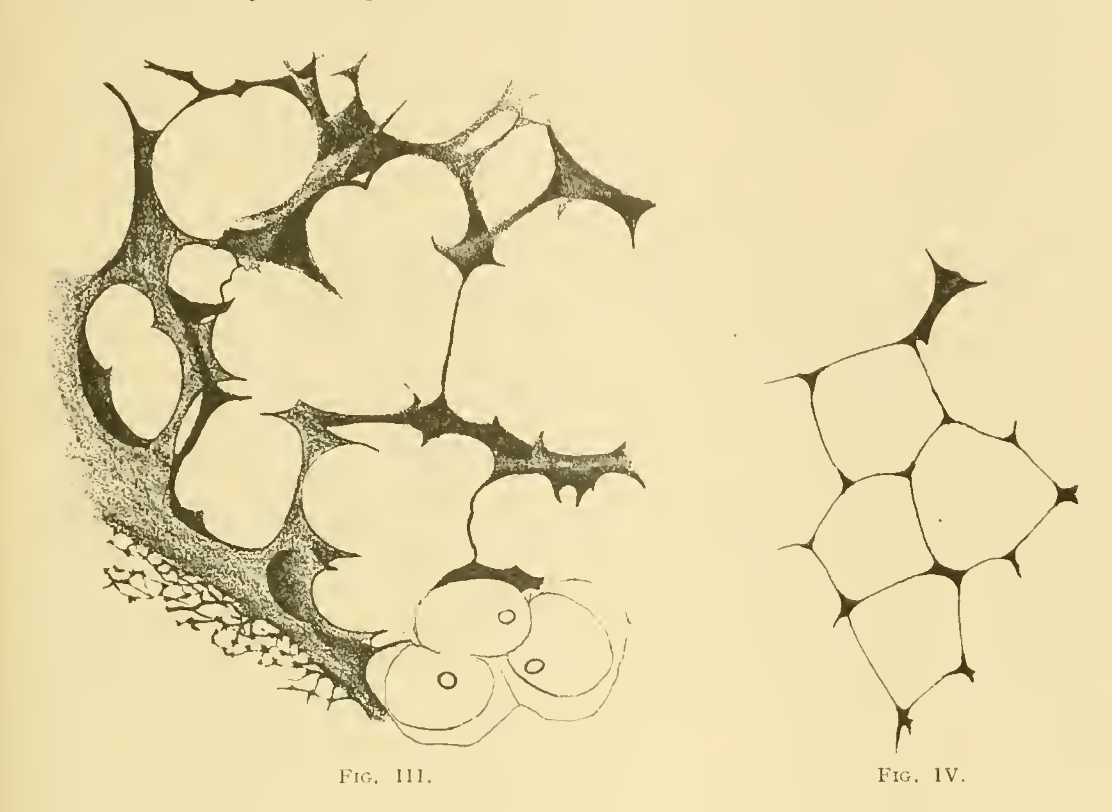


FIG. III. FIG. IV.

Les *spermatocytes* sont groupés en ilots très distincts, que BOLLES LEE a appelés *polyplastes*. Ils remplissent complètement les mailles du réseau testiculaire, et ils demeurent jusqu'au bout indépendants les uns des autres, même lorsqu'ils ne sont pas séparés par les trabécules du réseau testiculaire.

On observe, dans le développement des cellules d'un même polyplaste, un parallélisme assez étroit, qui se conserve jusqu'à la fin : au moment où les spermatozoïdes forment leur queue et entrent en mouvement, les spermatozoïdes d'un même ilot demeurent groupés ensemble en un paquet jusqu'à l'achèvement de leur différenciation.

BOLLES LEE pense que les polyplastes se divisent souvent en deux ou trois par simple fragmentation totale du protoplasme. Nous n'avons jamais observé une pareille division : nous avons constaté au contraire que les îlots montrent durant toute l'évolution spermatocytaire un même nombre de cellules, en moyenne de 12 à 17 dans une coupe transversale.

Certes, on voit parfois quelques échancrures latérales du polyplaste, qui sembleraient indiquer un début de fragmentation; mais cela est dû simplement à ce que la surface du polyplaste n'est pas régulière, mais présente des enfoncements. L'examen des coupes sériées d'un même ilot, et surtout la comparaison des coupes transversales avec les coupes longitudinales, comme aussi le fait que chacun des ilots contient un nombre à peu près égal de cellules, nous montrent qu'une telle division ne se produit pas dans notre matériel.

D'après Miss Stevens, un même ilot montrerait des étapes assez diverses du développement spermatocytaire. Nous avons, au contraire, constaté que toutes les cellules d'un ilot présentent ou le même stade de développement, ou bien des stades très voisins; on peut, par exemple, trouver côte à côte, dans un même ilot, des noyaux pachytènes contractés et des noyaux pachytènes déroulés, la métaphase I et l'anaphase I, l'intercinèse et la cinèse II; mais nous n'avons jamais rencontré, associés dans un même ilot, des stades aussi distants que le repos cytaire et les noyaux zygotènes, ou bien ceux-ci et les noyaux strepsitènes, ou même la première cinèse et la seconde.

Nous pouvons maintenant passer à exposer les étapes successives de la spermatogénèse.

PÉRIODE SPERMATOGONIALE.

La région spermatogoniale est bien distincte de la région spermatocytaire : elle se trouve située dans la partie latérale du testicule, à la fois vers l'extérieur, tout près des nageoires latérales, et vers le sommet, audessous des ovaires, fig. V du texte, en *a*. Elle est formée par un ilot de cellules, plus long que les ilots spermatocytaires, mais d'une épaisseur presque égale. Cet ilot se trouve, par sa plus grande partie, attaché à la surface intérieure de la paroi testiculaire, et c'est ce qui fait qu'il reste immobile. Cette immobilité est un moyen que nous utiliserons plus tard pour le distinguer de certains ilots spermatocytaires, dont les cellules présentent plusieurs analogies avec les cellules spermatogoniales.

Les cellules spermatogoniales ont des dimensions quelque peu plus grandes que celles des cellules spermatocytaires, et leurs noyaux ne prennent pas si fortement le rouge Congo. En outre, dans une même région spermatogoniale ou même dans une seule coupe, on trouve toutes les étapes de

la division, prophase, métaphase, anaphase, tandis que, comme nous l'avons déjà fait remarquer, les cellules des polyplastes spermatocytaires montrent toutes un même état de développement ou des étapes très voisines.

Ces caractères des ilots spermatogoniaux : leur immobilité, leur localisation, les dimensions plus grandes des cellules, leur coloration moins



Fig. V.
Coupe transversale d'un testicule montrant les ilots ou « polyplastes ».

accentuée par le rouge Congo, la diversité des étapes qu'ils contiennent, nous permettent de reconnaître parfaitement et avec sûreté ces ilots, et de les distinguer des ilots spermatocytaires.

Les *noyaux quiescents* des spermatogonies, FIG. 1, sont caractérisés par une distribution assez uniforme des éléments structuraux. Le fond du noyau est constitué par une sorte de réseau presque incolore, dans lequel on discerne quelques tronçons chromatiques. Les mailles de ce réseau sont assez larges et les filaments parcourent le noyau en tous sens.

Il n'est pas fréquent de trouver des cellules dans un état de repos absolu, si on entend par là une disposition nucléaire où tout aspect de - chro-

mosomes » a disparu. D'ordinaire, le réseau chromatique n'est pas uniforme dans toute son étendue, mais çà et là on distingue quelques tronçons de bandes chromatiques plus ou moins alvéolisées, disposition qui fait le passage à l'état suivant. La FIG. 1 représente une cellule, dans laquelle on voit, au moins, deux de ces traces de bandes.

Le nucléole est, ordinairement, petit, quoique de grandeur un peu variable, et n'offre d'ailleurs aucune particularité : il est rond, dépourvu de vacuoles, et situé en n'importe quel endroit du noyau.

Outre cela, on trouve dans le noyau, ou du moins attachés à la membrane nucléaire, des « *corps chromatiques* », des « *caryosomes* », dont les formes et les dimensions sont assez diverses, et le nombre parfois considérable. Il est impossible de confondre ces *caryosomes* avec le nucléole, parce que celui-ci est rond, de taille assez constante, et placé plutôt vers le centre du noyau, tandis que les caryosomes sont pour la plupart périphériques, des formes les plus diverses et presque jamais ronds.

Le protoplasme ne contient que quelques petites enclaves.

On distingue certaines cellules, plus grandes que les autres, placées vers la partie la plus extérieure de la région spermatogoniale. Du reste ces cellules ont la même structure que celles que nous venons de décrire.

Le début de la *formation des chromosomes* consiste en ce que le réseau nucléaire se montre découpé en « *bandes* », FIG. 2 et 3. A première vue, celles-ci paraissent constituées de deux filaments entrelacés, ainsi que certains auteurs l'ont décrit tout récemment [1]. Seulement, nous pensons que ces aspects sont bien dus à une alvéolisation irrégulière du ruban chromosomique. Cela nous paraît ressortir clairement des FIG. 2 et 3, qui montrent la chromatine non pas distribuée en deux lignes maitresses entrelacées, mais répartie irrégulièrement sur des tractus montants et sur des travées transversales plus ou moins épaissies. Celles-ci se montrent même parfois plus développées que les parties montantes.

Dans les stades ultérieurs, les bandes ne se transforment pas ici en une paire de filaments réguliers nettement et étroitement entrelacés. D'autre part, nous ne voyons pas se former, aux dépens de chaque bande, le filament spirale très régulier décrit ailleurs par Bonnevie (08). Au contraire, par suite de la concentration progressive de la substance chromosomique,

[1] Lundegard (10), Brunelli (10), Schneider (10), Dehorne (10), Granier et Boule (10), Digby (10).

les alvéoles se réduisent graduellement, FIG. 4 et 5, disparaissent même bientôt, FIG. 6, 7, 8, 9, pour ne laisser subsister que des filaments chromosomiques épais, très nets, FIG. 9, 10, 11, d'où toute trace d'alvéolisation ou de dualité apparente a disparu.

La formation des chromosomes réalise donc le type décrit par GRÉGOIRE et WYGAERTS (03) et par GRÉGOIRE (06) dans le méristème des racines de *Trillium* et d'*Allium*.

Par suite de la concentration de la chromatine et du raccourcissement des chromosomes, le noyau est devenu plus clair, et on peut aisément suivre les chromosomes dans tout leur trajet. On ne constate entre eux, FIG. 10 et 11, ni anastomose, ni relation de dépendance, ou de vrai parallélisme, mais chaque chromosome se trouve tout à fait indépendant des autres, et constitue une vraie unité.

En ce moment, nous avons pu compter facilement le nombre des chromosomes somatiques: *il est de dix-huit*, FIG. 11.

Nous reviendrons plus tard sur cette question du nombre des chromosomes somatiques, lorsque nous examinerons l'application à notre objet de l'hypothèse récemment formulée par DEHORNE (10). Insistons seulement sur ceci, que les chromosomes, au stade dont nous parlons, sont parfaitement indépendants les uns des autres, et que dans notre objet il semble tout à fait impossible de grouper ces dix-huit bâtonnets en neuf paires de moitiés longitudinales, ainsi que le pense DEHORNE.

Pendant ces transformations, le nucléole a complètement disparu, ainsi que la membrane nucléaire et les caryosomes.

Le cytoplasme reste uniforme dans son aspect général, mais il contient, dans les dernières étapes, une sorte de petit corps circulaire, FIG. 10, placé entre la membrane cellulaire et le noyau. Ce cercle se colore un peu plus intensément que le protoplasme qui l'environne, et parfois il présente un ou deux renflements. La substance qu'il contient est moins colorable que le protoplasme. Peut-être est-ce là le reste du fuseau de la mitose précédente.

A la *métaphase*, les chromosomes, d'abord distribués par tout le noyau, se disposent en un seul plan équatorial, la plupart suivant une direction radiale, FIG. 12 et 13 [1]. Ils s'attachent au fuseau par une de leurs extrémités.

(1) La FIG. 12 représente une métaphase coupée en deux par le rasoir.

Ici encore nous avons su compter très commodément et avec toute sûreté le nombre des chromonomes : il est de dix-huit. Nous ne pouvons, ici non plus, reconnaître entre ces dix-huit chromosomes d'autre relation que celle qui nécessairement résulte de la réunion de dix-huit bâtonnets dans un même plan horizontal et suivant les rayons d'un cercle. Les FIG. **13** et **15** montrent, dans les chromosomes, la fente longitudinale (1).

Le fuseau, FIG. **14** et **15**, est très net : autour des deux centrioles nous n'avons pu découvrir aucun aster. Les chromosomes se pressent les uns contre les autres à l'équateur du fuseau, en formant bientôt un ensemble où il devient impossible de les dénombrer. Les fibres du fuseau sont plus épaisses au voisinage des chromosomes.

La vraie *anaphase* goniale doit être d'une durée très courte : nous n'avons rencontré aucune figure du début de l'anaphase, tandis que nous avons trouvé très souvent des métaphases, FIG. **12**, **13**, **14**, **15**.

On observe dans les ilots spermatogoniaux deux sortes de noyaux-filles en reconstitution. Dans les uns, les chromosomes-filles sont très étroitement rapprochés en un « tassement polaire », FIG. **16**; les autres montrent au contraire des chromosomes filles très écartés et allongés, FIG. **17**. Dans le premier type, les chromosomes subissent sur place une complète alvéolisation, FIG. **18**, et reforment ainsi le réseau nucléaire. Dans le second type, les chromosomes, au lieu de s'alvéoliser sur place, s'éloignent de plus en plus les uns des autres, et subissent finalement une alvéolisation lente, qui finit par donner des rubans alvéolisés d'un aspect tout à fait pareil à celui que nous avons observé lors de la formation des chromosomes au début de la prophase.

Nous croyons très probable que le premier type de télophase représente la dernière division goniale, car il prédomine dans les environs des cellules que nous croyons appartenir au dernier repos gonial, FIG. VI du texte, en *a* : le second type appartient aux autres divisions goniales.

Dernier repos gonial. — Noyau cytaire quiescent. On reconnait, dans le *Sagitta*, les cellules du dernier repos gonial à ce qu'elles sont rattachées à un ilot de cellules d'un caractère tout à fait maturatif, et qui va se dégager

(1) Nous devons avertir que par une exception très frappante, l'ilot d'où nous avons tiré ce dessin se trouve parmi les ilots spermatocytaires. — La reproduction lithographique a voilé la fente longitudinale.

pour entrer dans la circulation générale des polyplastes cytaires. Dans la FIG. 19, la cellule *a* se trouve encore faire partie du groupe somatique, tandis que les autres cellules sont déjà très avancées vers la cavité testiculaire, et commencent à être entourées par les bandes du « réseau ». Nous avons, dans la FIG VI du texte, représenté d'une façon demi-schématique cette transition très importante de l'étape spermatogoniale à la phase spermatocytaire. On y voit le polyplaste maturatif, *b*, se dégager de la région somatique, *a*. Il faut noter les différences que présentent les noyaux dans ces deux régions. Les noyaux des cellules goniales ne prennent que très faiblement le rouge Congo, tandis que les autres se colorent très fortement par ce réactif. Dans les premiers, on distingue encore très clairement des bandes chromatiques alvéolisées; dans les seconds au contraire, on ne voit que le réseau nucléaire caractéristique du repos maturatif avec quelques tronçons de bandes, plus marqués et colorés aussi plus fortement en rouge que le réseau général. Les caryosomes sont aussi plus nombreux dans les cellules intérieures que dans celles qui se trouvent plus proches de la paroi du corps. Cette abondance de caryosomes est d'ailleurs en relation avec la disparition apparente de la chromatine dans les autres parties du réseau nucléaire.

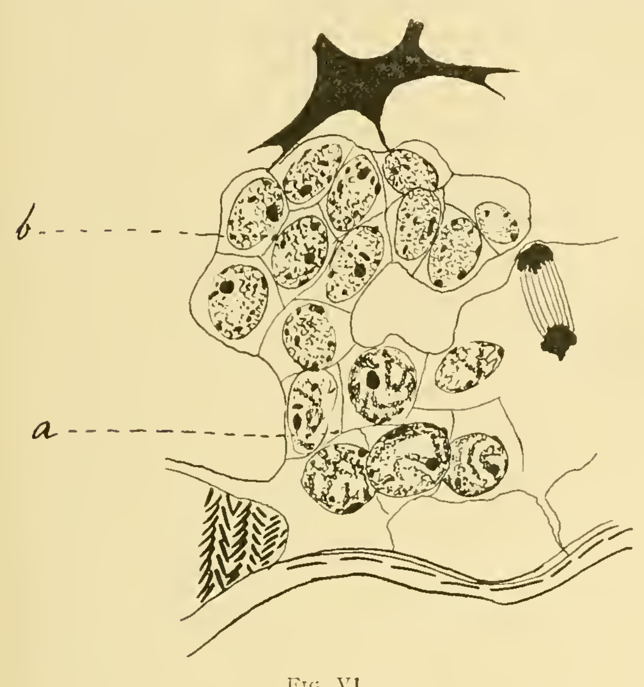


FIG. VI.

Les noyaux issus de la dernière cinèse goniale, FIG. 19*a*, et FIG. VI, *a*, du texte, montrent, au début de leur reconstitution, des bandes chromatiques. Celles-ci deviennent graduellement indistinctes à mesure que les cellules s'approchent de la région cytaire; elles perdent leur aspect spongieux, et à la fin on ne discerne plus que les bords anguleux des bandes, courant plus ou moins parallèlement entre eux et finissant par devenir indistincts dans le réseau total.

Les caryosomes augmentent en grandeur et en nombre.

Finalement, le groupe de cellules qui est arrivé à la fin de son développement gonial, FIG. 19, *b*, et FIG. VI, *b*, du texte, se dégage de la région somatique pour être entrainé dans la circulation générale des polyplastes cytaires.

C'est ainsi qu'on peut s'expliquer le passage des cellules *a*, qui ont encore des caractères goniaux, aux cellules *b*, dont les caractères sont presque maturatifs.

Nous pouvons admettre que ce dégagement signale le moment précis du commencement du repos *cytaire*, et partant le commencement de la période de maturation. Mais nous verrons, en décrivant la prophase de maturation, qu'il n'y a pas de vraie démarcation entre le noyau somatique issu de la dernière cinèse goniale et le noyau cytaire quiescent, ce dernier stade étant plutôt la continuation du premier. La distinction la plus remarquable entre les deux est celle-ci, que les cellules dont nous parlons maintenant sont encore unies à la région somatique et immobiles, tandis que les autres sont déjà entrées dans la circulation générale du testicule.

PÉRIODE MÉIOTIQUE

Nous diviserons, avec GRÉGOIRE, cette période en deux grandes étapes : la prophase hétérotypique et les deux cinèses de maturation. Nous adopterons d'ailleurs, dans toute la suite de notre description, la terminologie de GRÉGOIRE (05, 07, 08, 10).

Prophase hétérotypique.

I. Stades prépachyténiques ou préspirématiques.

Il est vraiment étonnant que Miss STEVENS n'ait pas observé les images de cette longue période; d'après elle, les chromosomes-filles de la dernière télophase goniale passent immédiatement au stade de bouquet et se conjuguent bout à bout, sans intervention d'un stade de repos.

Cette interprétation de STEVENS, disons-nous, nous a étonné. Nous rencontrons, en effet, parfois dans neuf ou dix ilots d'une même coupe transversale, toutes les images classiques de « *l'étape synaptique* » (¹), montrant tous les stades de la formation graduelle des anses pachytènes aux dépens du réseau quiescent.

C'est ce que nous allons voir.

Noyau cytaire quiescent. Nous avons dit plus haut qu'il n'y a pas une différence essentielle entre le dernier repos gonial et le noyau cytaire quiescent. C'est ainsi que, à notre avis, il est indifférent de considérer comme somatiques ou comme maturatives les cellules qui forment l'ensemble *b* de la FIG. **19** et de la FIG. VI du texte. Ces cellules possèdent à la fois des caractères goniaux et cytaires. Les premiers sont : la place qu'elles occupent, leur immobilité, — elles sont encore attachées au groupe somatique *a*, — leurs nombreux caryosomes, et les quelques restes de bandes chromatiques, qu'on peut encore y reconnaître. Mais, d'autre part, elles possèdent des caractères maturatifs : elles sont sur le point de se séparer de l'ilot somatique ; les caryosomes, bien que nombreux, sont en train de disparaître ; enfin elles ressemblent aux polyplastes de maturation qui circulent déjà dans la cavité testiculaire. Nous pouvons comparer la FIG. **19** *b*, avec la FIG. **20**, prise dans l'intérieur du testicule, et nous verrons qu'elles ne présentent pas de différence essentielle.

Les cellules à noyau cytaire quiescent, FIG. **20**, sont un peu ovales, et elles sont orientées suivant une direction radiale à partir du centre du polyplaste.

Les noyaux sont plus petits et plus ronds que ceux des cellules du dernier repos gonial; ils possèdent un nucléole rond et aussi de petits et nombreux caryosomes, dont le nombre et le volume vont bientôt diminuer. Tout le noyau est occupé par un réseau abondant formé de filaments ou tractus très minces, qui se colorent par le rouge Congo et ne prennent pas l'hématoxyline. Dans ces noyaux on ne peut reconnaître aucune ligne maîtresse, tout l'ensemble étant uniforme.

Nous pouvons rattacher à ce stade la FIG. **20***bis*, que nous avons aussi observée, et qui rappelle celles qui ont été décrites par JANSSENS (05) dans les Batraciens. Ces cellules représentent, peut-être, un stade intermé-

(¹) GRÉGOIRE (08).

diaire entre les FIG. 20 et 21; on voit, en effet, dans la FIG. 20*bis*, que les noyaux ne sont pas du tout uniformes, mais qu'on y peut distinguer plusieurs traces de bandes chromatiques, qui aboutissent vers le centre du polyplaste, en formant, par leurs extrémités libres et plus accentuées, des taches ou des amas chromatiques, semblables à ceux que JANSSENS a décrits. Néanmoins il faut noter qu'ici ces amas de chromatine se trouvent au pôle inférieur du noyau, c'est-à-dire au pôle vers lequel aboutiront plus tard, FIG. 33, les extrémités libres des anses du bouquet pachytène, et c'est pour cela que ces amas de chromatine ne peuvent avoir la même signification que les *chromoplastes* des Batraciens, qui se trouvent au pôle opposé du noyau et correspondent à la portion médiane des anses et non pas à leurs extrémités, comme ici.

La membrane nucléaire est bien visible et semble porter plusieurs caryosomes, qui se colorent comme le nucléole, mais qui diffèrent de ce dernier par leur situation, leur volume et leur forme irrégulière.

Le protoplasme de ces cellules est uniforme ; mais il faut noter deux formations très spéciales, FIG. 20.

La formation la plus visible est une petite sphère, qui se colore plus fortement que le reste du protoplasme; elle présente parfois une de ses moitiés plus marquée que l'autre et montre parfois deux ou plusieurs granulations ou renflements plus noirs. L'autre formation est une figure plus ou moins ovalaire, plus grande que la précédente et beaucoup moins colorée qu'elle; elle est aussi plus claire que le protoplasme de la cellule.

La première de ces formations correspond, croyons-nous, à celle que BOLLES LEE appelle le « Nebenkern ». Nous retrouverons cette formation dans tous les stades du développement spermatogénétique, jusqu'à la formation du spermatozoïde, à la constitution duquel elle contribuera. Cette formation représente peut-être dans le *Sagitta* le corps chromatoïde (chromatoïder Körper) décrit dans d'autres objets.

Comme nous trouvons le corps chromatoïde déjà constitué dès le repos cytaire et au sein du protoplasme, nous croyons que son origine se trouve principalement dans ce dernier. Il occupe d'ailleurs n'importe quelle place dans la cellule.

Nous avons observé que, depuis le pachynéma, cette formation présente très souvent quatre granulations placées quelquefois sur deux diamètres perpendiculaires, FIG. 33. D'autre part, lors de la première cinèse de maturation, nous trouvons aussi deux corpuscules qui vont se distribuer aux

deux cellules-filles, FIG. **68**. Enfin, à la seconde cinèse, un corps chromatoïde se trouve au voisinage des chromosomes de la couronne équatoriale, FIG. **77**, et lors de l'anaphase il se divise en deux corpuscules-filles, dont chacun va se loger dans un des spermatozoïdes, FIG. **80**. Nous ne pouvons rien ajouter actuellement sur le processus de ces divisions.

La seconde formation que nous avons décrite peut aussi être suivie durant toutes les étapes du développement jusqu'à la diacinèse, FIG. **20, 38, 39, 41, 43, 44, 54, 65**. Elle devient indistincte dans les deux cinèses, mais nous la retrouverons encore après la télophase II, avant la formation du spermatozoïde.

Cette formation correspond probablement à la *Sphærenbläsche* des SCHREINER, et prend part à la formation de la queue du spermatozoïde.

Nous insistons d'ailleurs très peu sur ces formations, qui ne rentrent pas dans l'objet principal de nos recherches.

Sortie du repos. Pendant les dernières étapes du repos cytaire, les caryosomes disparaissent complètement, et on ne peut distinguer dans le noyau, outre un nucléole petit, qu'un réseau à filaments très fins, nombreux, achromatiques et colorables seulement par le rouge Congo, FIG. **20**.

La sortie du repos est marquée par des images très frappantes. Nous prions le lecteur de comparer notre FIG. **21**, très soigneusement dessinée et qui représente la cellule à la sortie du repos cytaire, avec la FIG. **19**, en *a*, montrant le dernier repos gonial. On voit la parfaite ressemblance de ces deux stades. Les noyaux de la FIG. **21** sont moins riches en caryosomes, leur réseau chromatique est au contraire plus abondant, mais, chose à noter, dans les deux noyaux nous trouvons nettement distinctes les *bandes chromatiques*. Elles ont été décrites, pag. 179, pour le dernier repos gonial. Les bandes de la sortie du repos cytaire sont moins colorées, mais beaucoup plus régulières que celles du repos somatique : elles n'apparaissent jamais constituées d'une paire de filaments, mais au contraire elles montrent dès le début une structure spongieuse et possèdent, sur toute leur longueur, une largeur assez uniforme, les tractus qui forment les alvéoles étant nombreux et régulièrement distribués. Parfois la chromatine paraît disposée en spirales et en lignes sinueuses ; on voit cependant que d'une sinuosité à l'autre se continue ininterrompu le bord de la bande. Les bandes ne résultent donc pas de la réunion de deux filaments, mais sont plutôt des « tranches » du réseau nucléaire, qui s'isolent et deviennent de plus en plus manifestes.

La direction de ces bandes est très variable : la plupart s'entrecroisent sans ordre apparent, d'autres traversent le champ nucléaire en divergeant à partir du nucléole. Il arrive aussi que les bandes forment des anses qui rappellent beaucoup celles que nous avons décrites dans la prophase somatique.

Nous n'avons pu compter le nombre de ces bandes; mais comme nous allons le voir, cela n'est pas nécessaire, chaque bande donnant naissance à un seul filament.

Les caryosomes ont presque complètement disparu.

Le protoplasme, le corps chromatoïde et la vésicule sphérique, que nous avons décrits plus haut, se maintiennent ici dans le même état qu'au stade précédent.

Les ilots montrant des spermatocytes en sortie du repos se rencontrent dans n'importe quelle zone de la cavité testiculaire; ces ilots sont en effet entrainés par le mouvement général des spermatocytes.

Noyaux lepto-zygotènes. De la disposition que nous venons de décrire, les spermatocytes passent à un stade où le noyau montre des filaments minces assez variqueux, FIG. 22, 23, 24, 25. L'origine de ces filaments minces est un point important à étudier. Nous verrons en effet bientôt que les anses pachytènes résultent du rapprochement de ces filaments minces deux à deux. Il importe donc de savoir quelle est l'origine et la valeur de ces filaments minces : proviennent-ils chacun d'une des bandes chromosomiques que nous venons de décrire au stade précédent ou bien, au contraire, une pareille bande donne-t-elle naissance à deux filaments minces parallèles. L'interprétation de la prophase hétérotypique et, avec elle, la question de la réduction reposent tout entières sur ce point.

C'est à la première interprétation que nous devons nous rallier. Ce stade est d'ailleurs, nous le reconnaissons volontiers, très difficile à étudier, et il faut recourir à tous les perfectionnements de la technique. Nous nous sommes servi de l'obj. 1.40 et de l'oc. 18 de Zeiss, dans les meilleures conditions d'éclairage artificiel. Voici ce que l'on peut constater : les bandes subissent, comme dans les cinèses somatiques, - un ramassement -, une concentration de leur substance, FIG 22, et ainsi *donnent naissance chacune à un seul filament mince.* Dans notre FIG. 22, que nous avons dessinée très fidèlement dans les conditions ci-dessus, on peut encore reconnaître la structure spongieuse des filaments ; ceux-ci ne sont pas encore homogènes

et uniformes. Dans la FIG. 25, nous avons représenté un polyplaste presque complet, dont les noyaux se trouvent au stade qui nous occupe. Là on voit que les filaments sont devenus minces et variqueux et ne présentent plus aucune alvéolisation.

L'aspect variqueux des filaments est dû, comme d'ailleurs dans la prophase goniale, à ce que, en quelques endroits, le ramassement de la chromatine est plus rapide que dans le reste du chromosome. Cet aspect disparaitra plus tard pour donner naissance à des noyaux à filaments réguliers, FIG. 25*bis*.

L'étape que nous venons de décrire mériterait le nom de noyaux *leptotènes*; cependant, il faut remarquer que tous les noyaux que nous avons étudiés à ce stade montrent un phénomène nouveau : on y observe entre les filaments variqueux eux-mêmes d'assez nombreux parallélismes, dont les éléments composants sont encore assez distants, FIG. 25. Il serait vain, dans toute cette étape, de chercher des noyaux dont les filaments n'offriraient aucune trace de parallélisme : on voit toujours quelques paires de filaments minces. Ces parallélismes, nous allons le voir, acheminent le noyau vers le stade zygotène. Aussi n'y a-t-il pas vraiment, dans la prophase maturative de *Sagitta*, un stade de *noyau leptotène;* quand les filaments minces font leur première apparition, le noyau est au moins *lepto-zygotène*.

On peut observer surtout ce que nous disons dans la FIG. 25*bis*, qui fait suite à la FIG. 20*bis*. On y voit en même temps que les parallélismes se manifestent d'abord en un pôle du noyau où les filaments, nettement polarisés, viennent buter par leurs extrémités libres contre la membrane nucléaire, tandis que, dans l'autre pôle du noyau, les filaments sont encore très irréguliers et écartés les uns des autres.

Nous ne pouvons dire rien de certain sur le processus qui amène les filaments à se disposer par paires; cependant nous croyons que cela ne se produit pas de la façon décrite par H. VON WINIWARTER et G. SAINMONT (09) pour l'ovogénèse du chat, dont les images sont si semblables à celles de *Sagitta*. Nous croyons que le stade d'appariement n'est pas précédé par une étape où les filaments seraient entrecroisés dans le noyau. Il est plus probable que, dans la spermatogénèse de *Sagitta*, les filaments se trouvent déjà plus ou moins parallèles depuis la sortie du repos. Du moins, dès ce stade, FIG. 21, on peut observer quelques bandes placées deux par deux, et même nous croyons pouvoir ajouter que cette disposition est la plus fréquente.

Le nucléole a complètement disparu pendant toute cette période.

Dans le protoplasme il n'y a rien de nouveau à signaler.

Noyaux zygotènes. Au stade suivant, les parallélismes dont nous venons de parler s'accentuent. Les filaments se montrent tous appariés et orientés en anse. C'est le vrai noyau zygotène, FIG. 26, 27, 28, 29, 30.

Les deux filaments minces associés montrent presque toujours les mêmes inflexions; leurs extrémités restent libres, mais très voisines l'une de l'autre, et appuyées sur la membrane nucléaire, FIG. 26. Parfois aussi les filaments s'enroulent l'un sur l'autre, FIG. 29, et forment comme des cordons variqueux. Une vue polaire de ces noyaux nous apprend aussi leur structure, FIG. 28. On voit nettement les anses doubles traverser le noyau en toutes directions.

Les dernières étapes du stade zygotène sont caractérisées par un rapprochement de plus en plus intime entre les filaments de chaque paire, ce qui amène la formation de cordons épais ou *anses pachytènes*, FIG. 27, 29, 30. Ce rapprochement commence par les extrémités et se continue vers le milieu de l'anse, où les filaments peuvent encore présenter des écartements notables. On voit aussi que les anses laissent libre une certaine portion de la cavité nucléaire, mais beaucoup moins nettement que dans d'autres objets.

La zygoténie est donc ici très claire, quelle que soit d'ailleurs la signification de ce phénomène, et ces noyaux établissent un passage très naturel aux stades suivants.

Noyaux synaptiques. Nous observons, au stade où nous sommes arrivé, deux sortes de noyaux montrant une certaine contraction synaptique. Ce sont les noyaux des FIG. 29 et 30, et les noyaux *a* des FIG. 31 et 32. Les premiers se rattachent aux noyaux zygotènes et correspondent au stade qui, dans certains objets, montre un grumeau indéchiffrable de filaments. Ce n'est pas le cas dans notre objet.

On y constate que la zygoténie, très accentuée, est arrivée à former de vraies anses doubles, dont les filaments ont perdu leur structure variqueuse pour devenir uniformes ; ce qui suppose un raccourcissement des filaments eux-mêmes. C'est peut-être par ce raccourcissement qu'il faut expliquer le ramassement des anses. On peut, d'ailleurs, suivre celles-ci dans toute leur longueur, par exemple dans le noyau de gauche de la FIG. 30, où l'on

peut aussi observer que le rapprochement des filaments est beaucoup plus intime dans les extrémités des anses, que dans leurs portions médianes.

Ces noyaux se colorent beaucoup plus que ceux des stades précédents.

Les noyaux *a* des FIG. 31 et 32 se rattachent au contraire aux anses pachytènes et ils font suite au stade de la FIG. 30. Dans ces noyaux, nous voyons que les filaments appariés se sont réunis [1] intimement et ont constitué une masse dans laquelle, cependant, les anses n'ont pas perdu leur individualité.

En résumé, chacune des anses pachytènes résulte du rapprochement étroit de deux filaments minces, issus chacun d'une bande chromatique.

II. Noyaux pachytènes, bouquet, dédoublement longitudinal.

C'est ici le stade de la plus longue durée et le plus caractéristique dans la spermatogénèse de *Sagitta*. On ne peut observer aucune coupe transversale ou longitudinale du testicule sans trouver de nombreuses et très belles figures de *pachynéma en bouquet*, avec des anses très nettes. Nous avons, dans la FIG. 33, représenté tout un ilot pachytène.

C'est par ce stade que STEVENS commence sa description ; l'auteur ne fait d'ailleurs que le mentionner.

Les noyaux à ce stade contiennent des anses épaisses, à contours plus ou moins moniliformes, et d'une épaisseur assez égale sur toute leur longueur.

Il était important de compter exactement ces anses ; nous avons pu le faire non seulement dans les noyaux où les anses sont vues de face, mais encore et beaucoup plus sûrement dans les coupes transversales de ces noyaux, FIG. 34, que l'on rencontre très fréquemment. Or, dans ce second cas surtout, on compte avec certitude neuf anses. On observe, en effet, avec toute la netteté voulue dix-huit sections transversales de rubans, réelles ou optiques.

Les anses sont orientées, dans la plupart des noyaux, vers le centre du polyplaste; leurs extrémités, très clairement libres, butent contre la membrane nucléaire. Le noyau offre ainsi l'aspect classique d'un noyau

---

[1] Mais non fusionnés, comme nous le verrons plus loin

pachytène en bouquet. Une portion plus ou moins grande de la cavité nucléaire demeure inoccupée. Cela est dû, non seulement à ce que les anses sont un peu ramassées, mais encore et principalement à ce que le noyau commence à subir un accroissement, qui débute par l'agrandissement de la cavité, ainsi que DETON (09) l'a admis pour le *Thysanozoon*.

La plupart des anses, — qui retiennent très fortement la coloration de l'hématoxyline, — présentent une dualité longitudinale très nette; mais il y a quelques noyaux dont les anses, à première vue, ne sont pas fendues ; ce sont les noyaux plus contractés dont nous avons déjà parlé plus haut, tels que les noyaux *a*, FIG. 31 et 32, les noyaux *a*, FIG. 33, et quelques autres.

Ces noyaux sont *les seuls* qui pourraient montrer une fusion des filaments associés, telle que l'admettent VEJDOVSKY, BONNEVIE, WINIWARTER et SAINMONT, TISCHLER et d'autres; car, à la suite du stade bouquet de la FIG. 33, la dualité des anses deviendra immédiatement la dualité strepsinématique.

Il importe donc d'étudier de près les noyaux contractés, pour trancher la question de la fusion des filaments.

Et d'abord, nous devons faire remarquer que *jamais on ne trouve un îlot comprenant exclusivement de ces noyaux contractés*. Ces derniers se trouvent toujours dans des polyplastes qui, au total, appartiennent au stade de noyaux pachytènes en bouquet, comme on peut le voir dans nos figures ; et même. dans ces polyplastes, on ne trouve qu'un très petit nombre de noyaux contractés. Cela montre que ce dernier stade est très court et transitoire. Or, si l'on tient compte que la fente longitudinale est toujours visible dans le pachytène-bouquet, il semble impossible d'admettre que le stade si court des noyaux contractés puisse comporter une fusion des deux filaments minces, qui ont formé l'anse pachytène.

En effet, pour que les filaments perdent leur individualité, il faudrait une compénétration de l'un dans l'autre, qui, semble-t-il, exigerait un temps assez long pour se réaliser. Et, si cela se produisait réellement, on devrait s'attendre à observer des polyplastes uniquement constitués de noyaux à anses indivises. Or, nous venons de dire que les noyaux qui ont apparemment cette portée sont très peu nombreux.

Mais nous avons mieux que cette présomption pour nous faire admettre qu'il ne se produit pas de fusion des filaments associés, mais que ceux-ci demeurent réellement distincts, même dans les anses contractées.

Nous avons pensé que, si ces anses ne montraient pas de dualité lon-

gitudinale, cela était dû à ce que nos noyaux étaient trop intensément colorés par l'hématoxyline de Heidenhain, — ce colorant, ainsi que Grégoire (09) l'a fait remarquer, tendant à empâter les images et à oblitérer les fentes un peu délicates. Nous avons donc décoloré davantage ces mêmes préparations, et alors les anses qui nous avaient paru homogènes et indivises dans la coloration initiale, se sont montrées elles-mêmes creusées de fentes, et en réalité elles sont doubles, bien que les deux filaments qui les constituent soient très rapprochés l'un de l'autre.

Il n'y a donc aucun stade où les filaments associés se fusionneraient [1]. Les anses sont toujours doubles ; leur dualité, d'ailleurs, n'est pas régulière, mais, pour ainsi dire, « fenêtrée ». Cet aspect s'explique par l'origine des anses pachytènes. Les filaments minces associés sont en effet plus ou moins enroulés l'un sur l'autre, fig. 30. C'est cette même explication qu'il faut donner pour les anses d'aspect moniliforme, qui ne montrent des fentes que lorsqu'on les décolore très fortement. Les portions où les deux filaments sont vus de face, se présentent comme renflées, tandis que les portions où les filaments sont superposés, paraissent plus étroites.

Nous avons vu aussi que la conjugaison des filaments commence par les extrémités, et que toujours dans le milieu de l'anse les deux filaments montrent une séparation assez considérable. Ici nous observons le même phénomène : la « fente » est toujours beaucoup plus nette au milieu de l'anse que dans ses portions terminales.

Le *Sagitta* confirme donc nettement les conclusions de Grégoire, d'après lesquelles les filaments associés dans l'anse pachytène y demeurent en réalité distincts l'un de l'autre.

La dualité des anses pachytènes, peu accentuée dans les noyaux contractés, devient très claire dans les anses du bouquet. C'est cet accroissement de netteté dans la dualité que nous appelons, avec Grégoire, le « dédoublement longitudinal ».

Le fond du noyau, au stade pachytène, est clair et occupé seulement par le suc nucléaire ; il n'y a aucun réseau distinct des anses. Dans quelques noyaux, les anses voisines sont réunies par des anastomoses. C'est une disposition qui fait la transition vers le stade suivant.

Nous n'avons pas observé le nucléole dessiné par Stevens (03) à l'intérieur de la cavité nucléaire.

[1] C'est pourquoi les mots « *fente*, *fendu* » que nous employons parfois, n'ont qu'un sens descriptif. Au fond, c'est d'une dualité persistante qu'il s'agit.

Dans le protoplasme, outre quelques granulations peu importantes, nous retrouvons les deux formations déjà connues : le corps chromatoïde et la vésicule sphérique. Le corps chromatoïde présente très souvent quatre granules ou renflements, placés aux extrémités de deux diamètres à peu près, et qui, peut-être, seront distribués plus tard aux quatre spermatides. La vésicule sphérique (Sphärenbläsche) n'offre aucune particularité. Elle occupe toujours le pôle vers lequel sont orientées les anses du bouquet, c'est-à-dire vers le centre du polyplaste.

En résumé : 1° Le noyau pachytène comprend neuf anses, nettes et indépendantes; ce nombre représente, ainsi que nous le prouverons plus loin le nombre réduit. 2° Ces anses sont toujours orientées vers un même pôle, et appuient leurs extrémités libres contre la membrane nucléaire; elles présentent donc une figure en bouquet très caractéristique. 3° Les anses demeurent toujours doubles dans leur épaisseur; la « fente » est plus apparente au milieu de l'anse, ce qui est en rapport avec ce que nous avons observé dans le *zygonéma*. Aussi les anses pachytènes méritent-elles le nom d'*anses plectanèmes*, proposé par Bolles Lee (10). 4° Ces noyaux ne possèdent pas de nucléole ; dans le protoplasme on voit le corps chromatoïde et la vésicule sphérique. 5° Ce stade est d'une longue durée.

III. Stades post-pachyténiques. — Noyaux strepsitènes.

A partir de ce moment, la cavité nucléaire va subir un certain accroissement, jusqu'à un stade où elle se montrera à nouveau assez restreinte. Nous continuerons à décrire, pas à pas, les stades de l'évolution nucléaire.

Noyaux pachytènes déroulés. — Accentuation du dédoublement longitudinal. Après le stade bouquet, on voit les anses se dérouler dans la cavité nucléaire, tout en gardant encore une certaine polarité, et bientôt elles remplissent à nouveau toute la cavité du noyau. En même temps, leur dualité devient de plus en plus nette ; et nous pensons même que l'allongement des anses provient principalement de ce que les filaments qui les composent redeviennent de plus en plus distincts. Des tractus anastomotiques mettent en communication les branches des anses voisines, et d'autres trabécules plus nombreuses unissent les deux filaments composants d'une même anse.

Il en résulte des noyaux quelque peu plus grands que les précédents, dont les anses anastomosées sont assez difficiles à déchiffrer quand leur disposition dans la coupe n'est pas favorable.

Les FIG. **35** et **36** représentent ce stade en d'excellentes conditions d'observation ; la première est une vue latérale, l'autre une vue polaire des anses. La FIG. **37** nous montre aussi en *a* un de ces noyaux. Les dualités des anses y sont extrêmement nettes, et les deux branches sont reliées par de nombreuses trabécules [1].

Noyaux strepsitènes d'accroissement, FIG. **37** à **43**. Les noyaux que nous venons de décrire, appartiennent déjà, à vrai dire, au stade strepsitène. Mais c'est seulement dans la suite que vont s'offrir les aspects caractéristiques que ce nom désigne, c'est-à-dire les larges entrelacements des deux filaments constitutifs des anses chromosomiques. En même temps les « chromosomes » vont se montrer très distendus et moins colorables, présentant au total un aspect que l'on retrouve surtout durant le grand accroissement de l'ovocyte. C'est pourquoi nous désignons ce type sous le nom de *noyaux strepsitènes d'accroissement*.

On voit d'abord les deux filaments de chaque anse devenir plus indépendants en perdant graduellement leurs anastomoses, d'abord celles qui rattachaient deux anses voisines, ensuite celles qui reliaient les deux filaments d'une même anse. Cette disparition d'anastomoses, accompagnant la distension des anses dans la cavité nucléaire, entraine deux choses : les filaments prennent un contour plus uniforme, FIG. **39** et suivantes; d'autre part, ils s'écartent davantage l'un de l'autre par endroits (mêmes figures). Ils montrent d'ailleurs de nombreux entrelacements, FIG. **38**, **39**, **39*bis***, **40**, **41**, résultat de leur mode d'association au stade zygotène, résultat peut-être aussi des torsions que subissent les anses par suite de leur distension dans la cavité nucléaire.

Les filaments, à cause de leur allongement, peut-être aussi par suite de certaines modifications de substance plus profondes, se montrent en ce moment moins colorables.

[1] Ni STEVENS, ni BUCHNER n'ont observé ces aspects d'anses dédoublées. D'après BUCHNER, il serait absolument clair, dans l'ovogénèse du *Sagitta*, qu'il ne se produit aucun dédoublement longitudinal des anses pachytènes. Cette assertion nous surprend, car nous retrouvons, dans l'ovocyte, des aspects absolument analogues à ceux que nous venons de figurer dans le spermatocyte.

Parfois, dans des conditions favorables, on peut suivre la dualité de toute une anse, FIG. 39, 42; mais ce n'est pas le cas ordinaire. Généralement les filaments sont en contact avec la membrane nucléaire, et quand le rasoir a préservé tout un noyau complet, il en résulte une figure si fournie de filaments que, bien qu'on voie très nettement les dualités, on ne peut cependant les suivre d'un bout à l'autre d'une anse.

Les noyaux que nous venons de décrire ressemblent beaucoup, à première vue, aux noyaux zygotènes. Les différences cependant sont très nettes. Le noyau strepsitène est beaucoup plus grand que le noyau zygotène, FIG. 40 et 25 ; les anses sont plus écartées et moins colorables dans le strepsinéma que dans le zygonéma; en outre, elles occupent toute la cavité nucléaire, contrairement au zygonéma, qui laisse vide une portion de la cavité; il n'y a pas ici d'orientation des filaments, et le nucléole que nous avons vu disparaitre dans le noyau zygotène, existe dans le noyau strepsitène. Il n'y a donc pas de confusion possible entre ces deux stades.

Il importe de noter que, durant toute cette période, FIG. 40, 41, 42, 43, les dualités strepsitènes demeurent extrêmement nettes et ne tendent en aucune façon à s'oblitérer.

Ces noyaux rappellent beaucoup les noyaux décrits par JANSSENS (01 et 05) dans les Batraciens, et par SCHREINER (06) dans les Vers. Ils ont bien la forme d'une boule, dont les méridiens irréguliers seraient dessinés par les dualités des anses dédoublées.

Nous avons déja indiqué que le nucléole se montre à ce stade ; il est plus petit que dans les noyaux cytaires quiescents, et surtout que dans les noyaux goniaux.

Le protoplasme présente des granulations noires petites. La vésicule sphérique augmente un peu de dimensions, FIG. 38, 39, 43, tandis que le corps chromatoïde a presque disparu ; peut-être est-ce lui qui a donné naissance aux granulations que nous trouvons maintenant dans le protoplasme.

Toute la cellule est aussi de plus grandes dimensions qu'à aucun autre stade.

Il y a aussi quelques noyaux pachytènes dont le développement est plus rapide, et qui, sans passer par le stade pachytène déroulé, paraissent arriver immédiatement au stade strepsitène. Ils sont d'ailleurs très peu nombreux.

Strepsinéma en raccourcissement — « *Seconde contraction* », FIG. 44 à 56. A partir du stade de la FIG. 43, les dimensions du noyau vont diminuer quelque peu ; en même temps les anses strepsitènes, redevenant plus colorables, vont se trouver plus ou moins régulièrement disposées autour d'une région centrale du noyau, où elles formeront un amas assez indéchiffrable. L'ensemble de la figure présente souvent un aspect arachnoïde ou étoilé, FIG. 44, c'est-à-dire que les paires de filaments se montrent appuyées sur la membrane nucléaire et sont, d'autre part, dirigées vers le centre. De sorte que, dans une vue polaire de ces noyaux, les filaments paraissent rayonner autour d'une région centrale vers la périphérie. Ces figures correspondent à ce qui a été décrit, par FARMER et MOORE entre autres, sous le nom de « seconde contraction ».

Il importe de suivre de près les anses à travers ce stade. C'est ici, en effet, que la plupart des métasyndétistes placent le phénomène du repliement des anses, — accompagné souvent de l'oblitération de la « fente longitudinale », — qui devrait amener la formation des gemini.

La question est de savoir si la « fente longitudinale » des anses des FIG. 39, 40 41, va persister pour devenir la fente qui, dans les « chromosomes diacinétiques », FIG. 56 à 65, sépare les deux branches constituantes.

Observons d'abord les figures de seconde contraction elles-mêmes. Il est bien vrai que, dans certaines anses, par suite de leur raccourcissement et de leur épaississement, la fente longitudinale se rétrécit notablement et semble presque disparaître, FIG. 44, 45, 47, 49, et que, d'autre part, l'orientation des anses semble préparer un repliement, FIG. 44, 45, 49. Néanmoins, dans les nombreux noyaux de ce stade que nous avons observés, on retrouve nettement, dans la plupart des anses, une fente largement ouverte. La persistance de l'écartement entre les filaments entrelacés est surtout très claire dans les endroits où l'anse, butant contre la membrane nucléaire, se replie ensuite vers le centre du noyau, FIG. 44, 46, 49. La fente ne paraît s'être oblitérée que dans les anses où les deux filaments sont fortement entrelacés ; et encore peut-on, malgré tout, discerner dans ces anses les deux filaments entortillés.

Mais il faut observer maintenant les noyaux du stade qui suit immédiatement la seconde contraction, pour voir si les chromosomes qu'ils contiennent ne supposent pas l'accomplissement d'un repliement.

Considérons d'abord les chromosomes des FIG. 50, 51 52. Il nous semble qu'ici l'interprétation des images ne souffre aucune difficulté. Les

chromosomes montrent deux branches entrelacées et, étant donné la longueur de ces chromosomes et la forme de leurs entortillements, il nous parait impossible de ne pas les considérer comme issus d'un simple raccourcissement des chromosomes des FIG. 46, 47 et 49.

Les chromosomes d'un stade plus avancé, FIG. 53, 53*bis*, 54, 55, pourraient faire difficulté. On y voit des anses dont les branches sont continues par une extrémité et indépendantes par l'autre; ce qui semble indiquer un repliement. Ces aspects doivent être analysés de plus près.

Nous avons vu que pour le stade pachytène une forte décoloration est nécessaire à l'effet de mettre en évidence non seulement l'indépendance des anses, — qui semblent soudées en un grumeau, — mais encore l'indépendance réelle des deux filaments, qui composent chacune des anses pachytènes. Nous avons pensé qu'il fallait ici aussi recourir à une différenciation très accentuée pour analyser les boucles apparentes. Si les FIG. 53, 53*bis*. et d'autres correspondent réellement à un repliement, nous devrons, en différenciant à fond, voir que la continuité de la boucle est réelle, et de plus nous devrons dans chaque anse découvrir au moins la trace de la dualité longitudinale. Or, en différenciant longuement, nous trouvons les aspects de la FIG. 56. Comme on le voit, les filaments chromatiques sont devenus plus minces et le noyau est plus clair, ce qui permet de l'analyser aisément. Dans cette figure, les trois noyaux du sommet correspondent aux noyaux encore vraiment strepsitènes des FIG. 51 et 52. Les autres noyaux correspondent déjà au commencement de la diacinèse ou aux FIG. 53, 54, 55. La relation étroite entre ces deux formes de noyaux nous semble très claire; il n'est pas possible d'interposer entre les deux un autre stade intermédiaire. Or, on constate premièrement que les « fentes » des « chromosomes » des noyaux inférieurs de la FIG. 56 correspondent certainement aux « fentes » des « chromosomes » des noyaux supérieurs, c'est-à-dire aux « fentes » du strepsinéma issues du dédoublement longitudinal; en second lieu, presque toutes les boucles se sont résolues en deux extrémités libres; enfin, aucune branche ne montre un indice de dualité.

Nous croyons donc que le passage des noyaux des FIG 52 et 56 (en haut) aux noyaux de la FIG. 56 (en bas) et des FIG. 53, 53*bis*, 54, 55, s'opère par *un simple raccourcissement des filaments des anses strepsitènes* et qu'il ne se produit ici *aucun repliement métasyndétique.*

Pendant cette seconde période du strepsinéma, on voit dans le proto-

plasme augmenter le nombre des granulations; il y en a parfois une ou deux qui sont plus grandes que les autres. C'est probablement le corps chromatoïde qui s'est transformé en ces granulations. La vésicule sphérique est devenue plus grande, FIG. 54; son contour est moins visible que dans les stades précédents, et sa forme est elliptique.

IV. Diacinèse.

A vrai dire, on peut faire commencer la diacinèse par le stade des FIG. 53 à 56. Durant les étapes qui suivent, il est clair que les « chromosomes » ne font plus que se raccourcir et s'épaissir, et qu'il n'y a plus place pour un repliement. La série des FIG. 49 à 56 se complète de la façon la plus claire par la série des FIG. 57 58, 59, 60, 60*bis*, 63, 63*bis*.

Il importe de noter que le *Sagitta* montre les figures absolument classiques des chromosomes diacinétiques, et il est inutile de les définir. Tous ceux qui ont observé l'un ou l'autre des objets les plus connus pour l'étude de la maturation, retrouveront dans les figures que nous venons de citer les images habituelles. De plus, bien que la plupart des noyaux aient été entamés par le rasoir, néanmoins nous parvenons à compter parfois des nombres voisins de 9, par exemple 7 dans les FIG. 64 et 64*bis*.

Il y a aussi quelques « chromosomes » diacinétiques, dont les branches paraissent soudées par une extrémité et libres par l'autre, FIG. 59, 61, 62; d'autres aussi qui ont la figure d'un S, FIG. 60.

A l'effet d'analyser ces aspects, nous avons soumis les coupes qui nous les montraient, à une action plus prolongée de l'alun de fer. Nous avons alors, dans les FIG. 60*bis*, 61*bis*, 62*bis*, dessiné les mêmes noyaux que représentent les FIG. 60, 61, 62. La comparaison de ces deux séries de figures montre à nouveau ce que nous avons déjà constaté plus haut, c'est-à-dire que la coloration de HEIDENHAIN « gonfle », pour ainsi dire, les chromosomes. En outre, touchant le point actuel, on s'y convainc facilement que ni les boucles, ni les anneaux ne sont continus, mais que leurs deux branches sont en réalité *distinctes par leurs deux extrémités*.

Certains aspects doivent encore nous arrêter. D'abord notons dans un « chromosome » de la FIG. 59, la présence dans chaque branche d'une légère fente transversale. C'est le seul cas que nous avons rencontré de cette disposition. Aussi, ne pouvons-nous la considérer comme un indice d'une mé-

tasyndèse dans le sens de HAECKER (10). Il faut plutôt comparer cette « fente » avec celle que l'on observe assez souvent dans les chromosomes des cinèses somatiques.

Nous avons trouvé aussi, très rarement, dans l'une des deux branches diacinétiques, un commencement plus ou moins marqué de « fente » longitudinale, FIG. 59 et 61. Il est clair, d'après ce que nous avons dit jusqu'ici, que cela ne saurait passer pour la « fente » strepsinématique qui aurait persisté dans un chromosome replié, ainsi que le comporte l'interprétation de FARMER et d'autres; nous avons vu que ce sont les deux branches elles-mêmes qui sont issues du dédoublement strepsinématique. La fente dont nous parlons ne peut avoir qu'une signification : elle représente le début de la division longitudinale qui se manifestera dans les chromosomes-filles I à la fin de l'anaphase I.

Les FIG. 63 et 64 représentent des diacinèses un peu plus avancées que celles des figures précédentes. Nous les avons dessinées surtout pour montrer une fois de plus que les « chromosomes » diacinétiques du *Sagitta* sont modelés sur les types qui ailleurs sont classiques pour cette étape. Les FIG. 63*bis* et 64*bis* représentent les mêmes cellules que les FIG. 63 et 64, mais après une plus longue différenciation par l'alun. Les branches y apparaissent notablement plus minces. D'autre part, il y est clair que ces branches sont indépendantes par leurs deux extrémités et qu'elles ne montrent aucune trace d'une fente longitudinale qui se serait en partie oblitérée.

Au stade de la FIG. 65, les chromosomes diacinétiques sont encore plus raccourcis. On en compte aisément huit dans le noyau.

Pendant la période que nous venons d'étudier, la membrane nucléaire a complètement disparu. Les granulations protoplasmiques se sont réduites à une ou deux d'assez grandes dimensions. La vésicule sphérique a aussi disparu, ou bien on ne la retrouve que dans de rares occasions.

Les cinèses de maturation.

Métaphase I.

Au moment où les chromosomes se ramassent au centre de la cellule pour former la plaque équatoriale, FIG. 66, les deux branches de chacun

d'eux, en se raccourcissant davantage, paraissent se fusionner en partie et prennent des formes analogues à celles qu'a décrites STEVENS. Néanmoins, les deux branches demeurent distinctes et présentent, en réalité, les dispositions connues dans une foule d'objets. On compte *neuf* chromosomes; ils sont donc ici en même nombre qu'au stade pachytène.

Lorsque les chromosomes sont rangés au fuseau, FIG. 68-70, on peut constater que les *neuf* éléments se trouvent disposés en une *unique plaque équatoriale*. Dans les préparations fortement colorées, FIG. 67, 68, les chromosomes métaphasiques présentent des formes assez peu analysables ; il est difficile de voir comment se comportent les deux branches que nous avons distinguées dans les chromosomes diacinétiques. Les chromosomes métaphasiques apparaissent, en effet, comme des corps plus ou moins ovales, dont parfois le centre est moins coloré que les bords ; ou bien ils offrent l'aspect de haltère, déjà signalé par BOLLES LEE et STEVENS.

Mais ces formes sont peut-être plus apparentes que réelles; car une forte décoloration nous a permis de retrouver les formes classiques des chromosomes métaphasiques. Les FIG. 69 et 70 montrent le même stade que les FIG. 67 et 68, mais sur des préparations qui ont été soumises plus longtemps à la différenciation par l'alun, La FIG. 69 représente les neuf chromosomes. On y reconnaît les formes familières. Quelques chromosomes montrent assez nettement les deux branches qui les constituent et que ces deux branches sont, à l'équateur, superposées l'une à l'autre. On retrouve ici l'aspect caractéristique de nombreuses métaphases hétérotypiques; vers les deux pôles, les chromosomes se terminent par une portion effilée, surmontée elle-même par une partie renflée. Cela indique clairement que les deux branches sont dès maintenant entrées en relation, chacune de son côté, avec leur pôle respectif. La FIG. 70 montre les mêmes détails pour les huit chromosomes que nous avons pu analyser dans une autre métaphase.

En disant que les chromosomes métaphasiques du *Sagitta* présentent les aspects classiques, nous ne prétendons nullement signifier qu'ils seraient d'une analyse aussi facile que les chromosomes de certains autres objets. Mais, nous voulons insister une fois de plus sur ceci, que le *Sagitta* ne prend pas, ainsi que le pensait STEVENS, un rang tout à fait à part, mais qu'il rentre au contraire dans les cadres établis. De plus, ces figures, surtout comparées aux images connues ailleurs, suffisent à montrer que, dans le *Sagitta*, les neuf chromosomes diacinétiques s'insèrent au fuseau de manière à orienter leurs deux branches, chacune de son côté, vers les pôles.

Les aspects classiques apparaissent parfois même dans des préparations peu décolorées; telle la FIG. 67*bis*, où tout le monde retrouvera les images connues.

La FIG. 67*bis* montre que certains chromosomes-filles peuvent se trouver déjà aux pôles, alors que les autres sont encore rangés à l'équateur. Cela soulève la question de l'hétérochromosome dans le *Sagitta*. Nous n'avons pas eu le loisir de nous arrêter à cette question. Nous en dirons un mot plus tard, à propos d'un autre sujet. Notons seulement ici que, comme nous le verrons, s'il faut admettre dans le *Sagitta* une classe de chromosomes spéciaux, il faudrait dire que les spermatocytes en possèdent un nombre pair.

Les centrioles de la première figure sont très clairs, FIG. 68, contrairement à l'opinion de STEVENS. Ils ne sont pas enveloppés d'un aster. Dans le protoplasme, on trouve, au niveau de la plaque équatoriale, une granulation assez volumineuse ou deux granulations plus petites.

Anaphase.

Nous n'avons pas trouvé dans notre matériel une série de figures montrant les étapes successives de l'anaphase.

Nous n'avons donc pas pu saisir sur le fait la séparation des éléments qui sont destinés à chacun des pôles. Néanmoins il nous parait que les FIG. 69, 70 et 67*bis* ne laissent guère de place au doute. Nous avons déjà vu qu'elles montrent les neuf chromosomes insérés en une plaque équatoriale de telle façon que les deux branches se montrent, dans chaque chromosome, dirigées, chacune de son côté, vers les pôles de la figure. Nous avons aussi signalé l'effilement des portions polaires des branches chromosomiques, FIG. 69 et 70, aspect qui ne peut s'expliquer que par un étirement subi par chacune des branches, durant son ascension polaire. Aussi, il nous paraît impossible de douter que ce sont les deux branches de chaque chromosome qui vont se séparer l'une de l'autre vers les pôles. Cela est d'ailleurs la seule justification possible de la distribution régulière des neuf chromosomes en un seul plan équatorial.

Ce n'est qu'à la fin de l'anaphase qu'une fente longitudinale commence à se dessiner plus ou moins clairement dans les chromosomes-filles, FIG. 71 et 72. Ces mêmes figures montrent nettement que les chromosomes-filles ne s'aboutent pas pour former un spirème continu. Les neuf éléments, — que l'on peut aisément compter à l'observation microscopique, — demeurent

parfaitement indépendants. On remarquera les grandes dimensions de la cavité nucléaire qui se dessine en ce moment et dont les contours sont fort imprécis.

La FIG. **72** montre un corps intermédiaire très net, portant une couronne de granulations sur le pourtour d'une ellipse. Les cellules-filles contiennent un corps chromatoïde et aussi deux petits granules chromatiques (peut-être les centrosomes de la seconde figure).

Intercinèse et cinèse homéotypique.

L'intercinèse est très rapide, FIG. **73**, **74**, **74*bis*** et **75**. Au sein de la cavité nucléaire mal délimitée, les chromosomes-filles accentuent la division longitudinale qu'ils ont commencé de montrer à la fin de l'anaphase ; les FIG. **74**, **74*bis*** et **75** sont surtout très claires. La seconde de ces figures représente les chromosomes de la FIG. **74**, mais isolés les uns des autres, plus qu'ils ne le sont en réalité. La FIG. **75** montre divers aspects des chromosomes intercinétiques.

Durant l'intercinèse, les chromosomes-filles subissent à peine un début d'alvéolisation, FIG. **73**.

Au moment de se ranger au fuseau de la seconde cinèse, les chromosomes se raccourcissent notablement, au point qu'il devient difficile de reconnaître leurs deux moitiés constitutives. La FIG. **76** montre une plaque équatoriale en formation; on y compte neuf éléments, mais qui paraissent indivis. Cependant, parfois, on reconnaît les deux moitiés, FIG. **78**.

Nous n'avons pas pu observer des figures bien claires du début de l'anaphase. Néanmoins nous pouvons émettre un avis sur le point de savoir quels sont les éléments qui vont se répartir entre les pôles.

Notons d'abord que si les figures sont, à première vue, assez semblables à celles de la première cinèse, FIG. **68** et **77**, ce n'est qu'une apparence. Car nous ne retrouvons jamais ici les images caractéristiques de la cinèse I, telles qu'elles sont représentées dans les FIG. **67*bis***, **69** et **70**.

Si l'on compare les chromosomes de la FIG. **76** à ceux de la FIG. **77**, on pourrait croire que les chromosomes s'insèrent au fuseau en se plaçant parallèlement au grand axe de celui ci. Mais c'est là une illusion dont on est souvent victime, même à la première cinèse, et qui a fait décrire maintes fois, par erreur, des divisions transversales de chromosomes. En réalité, ce que montrent ces figures, c'est l'écartement, vers les pôles, des deux moitiés

qui, après s'être trouvées, au moment de l'insertion, perpendiculaires au fuseau, sont maintenant amenées par leur voyage dicentrique à se trouver parallèles à l'axe de ce dernier. Nous n'avons pas assez de documents concernant la seconde cinèse pour démontrer définitivement qu'il en va bien ici de la sorte, mais l'indice du chromosome inférieur de la FIG. **78**, et surtout l'analogie avec d'autres objets tout semblables et plus clairs, nous autorisent à l'admettre. D'ailleurs, la FIG. **80**, qui montre les chromosomes arrivés aux pôles dans les spermatides, permet de compter dans certains noyaux les neuf chromosomes.

Le fuseau de la seconde cinèse est plus petit que celui de la première, mais de forme identique, avec des centrioles très visibles, FIG. **77**, **78**, **79**. Au niveau de la plaque équatoriale, on observe, FIG. **76** et **77**, un corps chromatique qui va sans doute se diviser en deux pendant l'anaphase, un des corps-filles se logeant dans chacune des cellules.

La membrane cellulaire est très visible durant ce stade. Les points où convergent trois membranes sont épaissis en des formations triangulaires qui se colorent aussi fortement que les trabécules du réseau testiculaire, FIG. **78**, **79**.

Spermiogénèse.

Nous réservons l'étude de la spermiogénèse pour un prochain travail. Notons seulement ici que les chromosomes arrivés aux pôles ne tardent pas à se montrer anastomosés, FIG **80**. Les trabécules d'union augmentent en même temps que les chromosomes deviennent de moins en moins distincts et ainsi, FIG. **81** et **82**, se réalise une sorte de réseau quiescent, qui marque une étape intermédiaire entre la dernière division cytaire et la formation définitive de la tête du spermatozoïde. STEVENS a décrit le contraire.

Après ce « repos », les chromosomes reparaissent encore clairement, FIG. **83**; on peut même parfois les compter ; l'ensemble du noyau s'allonge, FIG. **84**, et on voit un filament petit et très mince qui indique l'ébauche du filament caudal. L'ensemble des chromosomes devient de plus en plus ramassé, FIG. **85** et le filament caudal montre parfois un granule à son extrémité. La tête et la queue continuent à s'allonger, FIG. **86**. On discerne un petit granule au voisinage de la tête et aussi une boule assez volumineuse à l'extrémité du filament caudal. Peut-être celle-ci donnera-t-elle naissance à la série des points qui apparaitront plus tard au bord de la membrane ondulatoire de la queue.

DISCUSSION.

Il reste à déterminer la portée de nos observations au point de vue du problème de la réduction dans le *Sagitta*. Nous n'avons pas à exposer ici les théories qui se disputent le mérite d'expliquer le mécanisme de la réduction. Nous pouvons heureusement, pour ce point, renvoyer le lecteur au mémoire de notre savant maître (GRÉGOIRE, 10). Seulement, depuis la date où a paru ce travail, DEHORNE (10 et 11) a émis et prétendu généraliser une interprétation qui bouleverse tous les anciens classements et qu'il nous faut examiner en premier lieu.

I. La plupart des interprétations proposées jusqu'ici supposaient la vérité du schéma hétérohoméotypique, c'est-à-dire que la première cinèse sépare les branches des chromosomes diacinétiques et que les chromosomes-filles montrent, dès l'anaphase I, une division longitudinale, qui s'achève à la seconde cinèse. D'autre part, on admettait que les chromosomes diacinétiques sont en nombre réduit et que, même, le nombre réduit apparait dès le stade pachytène. La question du mécanisme de la réduction se trouvait donc ramenée tout entière à l'étude de la prophase. C'est tout cela que nie DEHORNE.

D'après cet auteur, il ne se produirait, du moins dans certains objets, aucune espèce de réduction à la prophase, ni réduction vraie, ni pseudo réduction Les corps chromosomiques à deux branches de la prophase I ne seraient en réalité que les chromosomes somatiques eux-mêmes, présents en nombre diploïdique et divisés longitudinalement. La première cinèse séparerait vers les pôles, non pas les branches constitutives des chromosomes I, mais des chromosomes I tout entiers. Cette cinèse effectuerait ainsi la réduction. Il n'y aurait donc lieu ni à parasyndèse, ni à métasyndèse, puisque les anses pachytènes seraient en nombre normal.

Cette interprétation est d'ailleurs liée à la description nouvelle du même auteur pour les cinèses somatiques. Les chromosomes qui, dans une métaphase somatique, se rangent au fuseau, représenteraient, d'après DEHORNE, non pas les chromosomes-mères de la cinèse considérée, mais des chromosomes-filles issus d'une bipartition longitudinale accomplie à un stade bien antérieur. Aussi le nombre diploïdique d'une espèce donnée ne

coïnciderait pas avec le nombre des chromosomes qui prennent part à une métaphase somatique, mais correspondrait seulement à la moitié de ce nombre.

Il y a deux points à envisager en ce qui concerne cette interprétation de DEHORNE : d'abord la valeur réelle des nombres diploïdique et haploïdique dans notre objet ; en second lieu, le mécanisme même des cinèses de maturation, à partir de la métaphase I.

Commençons par ce second point.

Il nous paraît clair que, dans notre objet, les deux cinèses s'accomplissent suivant le *schéma hétérohoméotypique*, tel qu'il a été défini par GRÉGOIRE (05, 10). Nous avons vu que les neuf chromosomes de la diacinèse se rangent à l'équateur, en un seul plan, de façon à se rattacher, de part et d'autre, aux deux pôles du fuseau ; qu'ils se dissocient en leurs deux branches; que les neuf chromosomes-filles de l'anaphase I se divisent longitudinalement, persistent durant l'intercinèse et se dissocient en leurs moitiés à la métaphase II; qu'enfin chaque spermatide reçoit neuf chromosomes-filles. Dans le *Sagitta*, il n'y a vraiment aucun indice en faveur d'une interprétation analogue à celle que DEHORNE admet pour d'autres objets.

Passons maintenant au premier point : les données numériques dans le *Sagitta* et le moment où apparaît le nombre réduit. Rappelons d'abord que les anses pachytènes sont au nombre de neuf, c'est-à-dire en un nombre égal à celui des chromosomes diacinétiques et que d'autre part, les cinèses somatiques nous ont montré, à la métaphase, dix-huit chromosomes. Cela étant, si on voulait appliquer ici l'hypothèse de DEHORNE, il faudrait admettre que le nombre 9 représente le nombre normal ou diploïdique du *Sagitta* et que les dix-huit chromosomes d'une métaphase somatique sont dix-huit moitiés longitudinales de neuf chromosomes spécifiques. Or, cela est certainement faux. Le nombre diploïdique est ici de 18, et 9 est le nombre réduit. Ce dernier apparaît donc dès le stade pachytène. Voici pourquoi :

1° La voie la plus sûre pour trancher la question serait évidemment d'étudier de près les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase somatiques. Notre matériel, bien qu'abondant, ne nous a malheureusement pas fourni les stades décisifs dans les cinèses goniales, et nous ne possédons aucune division de segmentation. Seulement, les plaques équatoriales que nous avons observées dans les spermatogonies ne montrent pas du tout les dix-huit chromosomes rangés en deux plans, ainsi que cela devait être si

Dehorne avait raison (¹). Les données fournies par les cinèses de maturation elles-mêmes vont d'ailleurs éclaircir ce point.

2° Le nombre *neuf* des anses pachytènes et des chromosomes de la métaphase I apparaît inconciliable avec l'hypothèse de Dehorne. Il faudrait en effet, si Dehorne avait raison, tenir ce nombre 9 pour le nombre diploïdique ; or, un nombre impair ne peut être le nombre somatique que s'il comprend un *unique* hétérochromosome (ou bien un nombre impair d'hétérochromosomes). Nous n'avons pas étudié la question des hétérochromosomes dans le *Sagitta;* seulement, nous pouvons dire qu'il nous paraît impossible d'admettre, dans une forme *purement hermaphrodite*, comme notre objet, la présence d'un hétérochromosome unique. Et cela d'abord par comparaison avec ce que l'on a décrit ailleurs. Rappelons que Boveri (11) et Schleip (11) ont décrit et étudié un chromosome impair dans une espèce (*Rhabdonema nigrovenosum*), hermaphrodite il est vrai, mais qui passe par une phase bisexuée. Ce n'est pas le cas pour le *Sagitta*. A l'heure actuelle, la note de Zarnik (12) sur les Ptéropodes est le seul travail qui concerne les hétérochromosomes dans une forme purement hermaphrodite. L'auteur y décrit bien deux classes de spermatozoïdes, dont l'une possède un chromosome de plus que l'autre. Seulement, les spermatozoïdes pourvus de l'hétérochromosome sont seuls fertiles; et comme, d'autre part, l'œuf apporte de son côté un nombre de chromosomes égal à celui des spermies privilégiées, il en résulte que *tous* les individus hermaphrodites possèdent *un nombre pair* de chromosomes; aussi les spermatocytes contiennent-ils *deux* hétérochromosomes. Une interprétation analogue à celle de Zarnik serait donc inapplicable aux *Sagitta*, si nous attribuions à celui-ci un nombre somatique de 9. En d'autres termes, si le *Sagitta* possède des hétérochromosomes, il ne peut en posséder qu'un nombre pair.

En second lieu, il faut noter que les ovocytes eux-mêmes du *Sagitta* montrent neuf anses pachytènes et neuf chromosomes métaphasiques. Or, en toute hypothèse, si la lignée mâle était hétérogamétique, avec un seul hétérochromosome, il faudrait admettre que la lignée femelle devrait contenir un nombre pair de chromosomes.

Par conséquent, encore une fois, s'il existe dans le *Sagitta* des hétéro

(¹) Pendant l'impression du présent mémoire, M. le Prof. Grégoire (12) fait paraître un travail où il réfute définitivement l'interprétation de Dehorne pour la caryocinèse somatique.

chromosomes, il faut que tout individu en possède deux ou du moins un nombre pair, et, par conséquent, *le nombre diploïdique dans cette espèce doit être pair*. Le nombre 9 des anses pachytènes ne peut donc correspondre qu'au nombre réduit.

3° Puisque la première anaphase sépare les branches des neuf chromosomes diacinétiques, il faudrait, si le nombre 9 n'était pas le nombre haploïdique, dire que la première cinèse est une cinèse somatique quelconque et que la réduction doit se réaliser au cours de la seconde cinèse. Or, là encore, nous voyons les neuf chromosomes (les neuf chromosomes-filles de la première anaphase) se dissocier en leurs moitiés longitudinales. Si donc, le nombre haploïdique n'est pas 9, il n'y aurait nulle part réduction. — De plus, nous comptons neuf chromosomes dans les spermatides. Si DEHORNE avait raison, il faudrait considérer ces neuf éléments comme huit moitiés longitudinales, individualisées, de quatre chromosomes ordinaires, avec, en plus, un chromosome accessoire. Or, nous ne trouvons aucun indice de cette relation, deux à deux, entre huit des neuf chromosomes. Ces derniers sont d'ailleurs parfaitement semblables entre eux.

Le nombre 9 est donc bien haploïdique et l'interprétation de DEHORNE est inapplicable au *Sagitta*.

II. Ainsi que nous venons de le rappeler encore contre DEHORNE, les phénomènes, à partir de la métaphase I, suivent le *schéma hétérohoméotypique*. Toute la question de la réduction est donc ramenée au point de savoir quelle est la *valeur des branches* dans les chromosomes diacinétiques.

A ce sujet, nous avons démontré que ces branches ne prennent pas origine dans un *repliement* des anses strepsitènes, mais proviennent des filaments qui, dans chaque anse pachytène, se dessinent par le dédoublement longitudinal. Ce sont donc ces filaments dont il nous faut maintenant connaitre la valeur.

BUCHNER a admis une métasyndèse, mais sans apporter à l'appui aucun argument d'observation sériée. STEVENS a admis aussi une conjugaison bout à bout. Seulement, elle décrit cette conjugaison à la dernière télophase goniale, laquelle d'après l'auteur, ne serait suivie d'aucun repos. Ce dernier point, nous l'avons vu, est faux. En second lieu, l'auteur n'a pas suivi les stades de la formation des chromosomes à la prophase. Son étude est trop incomplète pour pouvoir appuyer une interprétation quelle qu'elle soit.

III. Nos observations n'ont pas seulement montré que les spermatocytes du *Sagitta* passent par toutes les phases classiques de l'étape synaptique; elles ont, à notre avis, établi nettement deux points. C'est, en premier lieu, que le stade des anses pachytènes est précédé par un stade où les noyaux montrent des filaments minces associés deux par deux, FIG. **25** à **30**, et que chaque anse pachytène provient d'une semblable association. Cela nous parait être *un fait*. D'ailleurs, l'accord des auteurs, même des adversaires de la zygoténie, s'affirme de plus en plus sur ce point. Le seul moyen d'éviter cette conclusion serait de dire que les aspects de nos FIG. **25-30** correspondent en réalité aux aspects strepsitènes de nos FIG. **39** à **44**. Or, pareille identification est impossible à admettre. Nos FIG. **25-30** se rattachent évidemment, par l'intermédiaire de nos FIG. **22**, **23**, **24**, aux noyaux cytaires quiescents des FIG. **20**, **20***bis* et **21**.

En second lieu, nos expériences de décoloration sur les anses pachytènes nous paraissent avoir établi que, dans celles-ci, les deux filaments constituants ne se fusionnent pas, mais demeurent réellement distincts pour devenir les deux filaments constitutifs des anses strepsitènes.

Ces deux données, même si nous n'arrivions pas à définir le véritable mode de réduction, présentent l'avantage de *préciser le problème, en le reculant jusqu'à la question de savoir quelle est la valeur des deux filaments associés en une anse pachytène*. Car, de tout ce que nous venons de dire il résulte qu'en fin de compte, ce sont ces filaments eux-mêmes que la première anaphase va répartir entre les pôles.

Nous tenons à faire remarquer que, même si la question ainsi posée devait rester sans réponse pour le *Sagitta*, nous nous estimerions heureux d'avoir pu établir que, dans cet objet comme dans un si grand nombre d'autres, et contrairement aux descriptions de BUCHNER et de STEVENS, les anses pachytènes représentent deux filaments minces associés destinés à devenir les chromosomes-filles de la première cinèse. Nous aurions au moins le mérite d'avoir circonscrit le problème.

Nous pensons d'ailleurs pouvoir, sans témérité, émettre un avis sur la valeur des filaments leptotènes qui se montrent associés deux par deux dans les anses pachytènes. A dire vrai, c'est là le point de tous le plus difficile et la difficulté provient de ce que le stade

dont nous parlons, FIG. 22 à 30, est précédé par une étape où le noyau, FIG. 21, contient des bandes chromosomiques qui paraissent doubles et qui, semble-t-il, n'auraient qu'à accentuer et à mieux définir les deux parties marginales qui les composent pour devenir des anses pachytènes constituées en apparence de deux filaments associés. Ce point nous a longtemps arrêté dans notre étude. Mais, comme nous l'avons déjà décrit, une observation minutieuse nous a convaincu que, dans la prophase hétérotypique comme dans les prophases somatiques, chaque bande chromosomique donne origine, *non à deux filaments associés*, mais *à un filament mince indivis*. Chacun des filaments qui se montrent ensuite associés deux par deux dans les anses pachytènes possède donc la valeur d'une bande, c'est-à-dire d'un chromosome et nos FIG. 25 à 30 correspondent bien à un *stade zygotène*. S'il en est ainsi, chaque anse pachytène est donc une paire de chromosomes, issue d'une pseudoréduction parasyndétique ou zygoténique et c'est la métaphase I qui effectue la vraie méiose. Le *Sagitta* suit ainsi le type de réduction défini par GRÉGOIRE (04, 05, 07, 10).

CONCLUSIONS.

1. Le *Sagitta* montre, pour les cinèses maturatives, des figures absolument classiques, que n'ont observées ni STEVENS, ni BUCHNER. *Nos observations font rentrer cet objet sous le type habituel* et montrent, en tout cas, que rien n'autorise à le placer dans une catégorie particulière, ainsi qu'a fait STEVENS.

2. Les chromosomes goniaux apparaissent, dès le début de la prophase, sous la forme de bandes alvéolisées, indépendantes les unes des autres et non pas sous la forme de rubans longitudinalement divisés en deux filaments Ces bandes se transforment ensuite par concentration progressive en des chromosomes indivis.

3. Les chromosomes goniaux sont au nombre de 18.

4. La dernière cinèse goniale, contrairement à la description de STEVENS, est suivie d'une reconstitution nucléaire. Cela confirme la thèse générale de GRÉGOIRE sur ce point.

5. Les spermatocytes du *Sagitta*, contrairement à ce que décrivent STEVENS et BUCHNER, montrent *tous les stades caractéristiques de l'étape synaptique* : noyaux *leptotènes*, noyaux *zygotènes*, noyaux

pachytènes, *dédoublement longitudinal*, noyaux *strepsitènes*. Les descriptions de nos devanciers sont ici fort incomplètes.

6. A partir de la métaphase I, les deux cinèses s'accomplissent suivant le *schéma hétérohoméotypique*. L'intercinèse ne comporte pas de repos véritable, les chromosomes-filles I y persistent nettement.

7. Contrairement à la description de DEHORNE pour d'autres objets, le *nombre réduit* apparaît, dans le *Sagitta*, *dès le stade pachytène*.

Des deux conclusions qui précèdent, il s'ensuit que le problème de la réduction se pose ici comme dans les autres objets, à savoir quelle est la valeur des « chromosomes » diacinétiques?

8. Les anses strepsitènes ne subissent aucun *repliement métasyndétique*, mais en se raccourcissant, — à travers un stade correspondant à la seconde contraction des auteurs anglais et comportant des phénomènes d'accroissement rappelant ce qui se passe durant le grand accroissement de l'ovocyte, — donnent origine aux chromosomes diacinétiques Les deux branches constitutives de ceux-ci représentent donc les deux filaments qui, dans chaque anse pachytène, sont provenus du dédoublement longitudinal au début du stade strepsitène.

9. Les anses pachytènes au nombre de 9, orientées nettement en *bouquet*, gardent leurs extrémités libres et ne forment à aucun moment un spirème continu.

10. Les anses pachytènes proviennent certainement du rapprochement étroit de *deux filaments minces*, leptotènes (noyaux *zygotènes*).

11. Ces deux filaments gardent leur *réelle indépendance* dans les anses pachytènes, sans se fusionner.

Ce sont donc ces filaments eux-mêmes qui vont devenir, dans chaque chromosome diacinétique, les deux branches constitutives.

12. Pour le *Sagitta* comme pour tant d'autres objets, la question de la réduction est donc ramenée au point de savoir quelle est *la valeur des filaments associés* deux par deux dans chaque anse du bouquet. L'étude de ce point constitue la plus grande difficulté dans l'étude du *Sagitta*.

13. Les phénomènes de la prophase débutent par l'apparition de bandes chromatiques alvéolisées, analogues à celles qui marquent le début d'une prophase somatique. Il paraît assez clair que chacune de ces bandes donne

naissance non pas à un ruban dédoublé, qui deviendrait une anse pachytène, mais au contraire à un des filaments minces indivis qui se montrent ensuite associés deux par deux dans les anses pachytènes.

14. Chacune des bandes prophasiques et par conséquent chacun des filaments minces représente un chromosome somatique.

15. Les anses pachytènes prennent donc origine par une *zygoténie* ou *parasyndèse* qui demeure *pseudoméiotique*, et c'est la première métaphase qui réalise la réduction (euméiose métaphasique).

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

1887 *Bolles Lee, A.* : La spermatogénèse chez les Chétognathes; La Cellule, III.

1910 » La réduction numérique et la conjugaison des chromosomes chez l'Escargot; La Cellule, XXVII.

1908 *Bonnevie, K.* : Chromosomen-Studien; Archiv f. Zellforsch., I.

1908 » Chromosomen-Studien, II; Archiv f. Zellforsch., II.

1890 *Boveri, Th.* : Zellenstudien, III. Ueber das Verhalten der chromatischen Kernsubstanz bei der Bildung der Richtungskörper und bei der Befruchtung. Jena.

1911 » Ueber das Verhalten der Geschlechtschromosomen bei Hermaphroditismus; Verh. d. phys.-med. Ges., Würzburg, XLI.

1910 *Brunelli, G.* : La Spermatogenesi della *Tryxalis* (Parte prima : divisioni spermatogoniali); Mem. d. Soc. ital. delle Scienze, XVI.

1910 *Buchner, P.* : Keimbahn und Ovogenese von *Sagitta;* Anat. Anz., Bd. 35.

1910 » Die Schicksale des Keimplasmas der Sagitten in Reifung, Befruchtung, Keimbahn, Ovogenese und Spermatogenese; Festschr. f. R. HERTTWIG.

1910 *Dehorne, A.* : La valeur des anses pachytènes et le mécanisme de la réduction chez *Sabellaria spinulosa;* Comptes rendus de l'Ac. des Sc., Paris, vol. 150.

1910 » Le mécanisme de la réduction numérique dans la spermatogénèse de l'*Ophryotrocha puerilis;* Zool. Anz., Bd. 36.

1910 » Recherches sur la division de la cellule. I. Le duplicisme constant du chromosome somatique chez *Salamandra maculosa* LAUR. et *Allium cepa* L.; Arch. f. Zellforsch., VI.

1911 *Dehorne, A.* : Recherches sur la division de la cellule. II. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes. Archives de Zool. exp. et gén., IX.

1908 *Deton, W.* : L'étape synaptique dans le *Thysanozoon*; La Cellule, XXV.

1910 *Digby, L.* : The somatic, premeiotic and meiotic divisions of *Galtonia candicans*; Ann. of Bot., XXIV.

1905 *Farmer & Moore* : On the maiotic Phase (Reduction division) in animals and plants; Quart. J. of micr. Sc., 48.

1911 *Granier, J., & Boule, L.* : Sur les cinèses somatiques chez *Endymion nutans*; C. R. Ac. Sc. Paris, 151.

1903 *Grégoire & Wygaerts* : La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques; La Cellule, XXI.

1904 *Grégoire, V.* : La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, XXI.

1905 *Grégoire, V.* : Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes. Premier mémoire; La Cellule, XXII.

1906 » La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'*Allium*); La Cellule, XXII.

1907 » La formation des gemini hétérotypiques dans les végétaux; La Cellule, XXIV.

1908 » Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?; La Cellule, XXV.

1910 » Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique; La Cellule, XXVI.

1912 » Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse somatique. A propos d'une interprétation nouvelle; Annales de la Société scientifique de Bruxelles, XXVI.

1910 *Haecker, V.* : Ergebnisse und Ausblicke in der Keimzellenforschung; Zeitschr. f. indukt. Abst.- und Vererbungslehre, I.

1901 *Janssens, F.* : La spermatogénèse chez les Tritons; La Cellule, XIX.

1905 » L'évolution des auxocytes mâles du *Batrachoseps attenuatus*; La Cellule, XXI.

1910 *Lundegard, H.* : Ueber Kernteilung in den Wurzelspitzen von *Allium Cepa* und *Vicia Faba*; Svensk. Bot. Tidsk., IV.

1911 *Schleip, W.* : Ueber die Chromatinverhältnisse bei *Angiostomum (Rhabdonema) nigrovenosum*; Ber. der naturforsch. Gesells., Freiburg i. B., XIX.

1910 *Schneider, K. C.* : Histologische Mitteilungen. III. Chromosomengenese; Festsch. f. R. Hertwig. Bd. I.

1906 *Schreiner, A.* und *K. E.* : Neue Studien über die Chromatinreifung der Geschlechtszellen. I. Die Reifung der männl. Geschlechtsz. von *Tomopteris onisciformis;* Arch. de Biol., XXII.

1903 *Stevens, N. M.* : On the ovogenesis and the spermatogenesis of *Sagitta bipunctata;* Zool. Jahrb., XVIII.

1904 » Further studies on the ovogenesis of *Sagitta;* Zool. Jahrb., XXI.

1910 *Tischler, G.* : Untersuchungen über die Entwicklung des Bananen-Pollens, I; Arch. f. Zellforsch., V.

1907 *Vejdovsky, F.* : Neue Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung; Königl. Böhm. Gesells. der Wissensch., Prague.

1909 *Winiwarter, H. von.* & *Sainmont, G.* : Nouvelles recherches sur l'ovogénèse et l'organogénèse de l'ovaire des mammifères (Chat). — Chap. IV; Arch. de Biol., XXIV.

1911 *Zarnik, B.* : Ueber den Chromosomencyclus bei Pteropoden; Verh. d. deuts. Zool. Ges.

EXPLICATION DES FIGURES.

Nos dessins ont été exécutés à l'aide de la grande chambre claire de Abbe, *le papier à dessiner se trouvant à la hauteur de la platine du microscope. Nous nous sommes servi, pour nos observations et nos dessins, de l'objectif apochr. de* Zeiss, *d'ouv. num. 1,30 ou 1,40, dist. foc 2 mm., avec l'oculaire 18.*

Le microscope que M. le Prof. Grégoire *a mis à notre disposition était muni du condensateur holoscopique de* Watson; *nous avons toujours observé en lumière artificielle.*

PLANCHE I.

FIG. **1** à **18**. Cinèses spermatogoniales.

FIG. **1**. Noyau au repos.

FIG. **2**, **3**, **4**, **5**. Début de la prophase somatique. Apparition des bandes chromosomiques.

FIG. **6** **7** **8**. Transformation graduelle des bandes en des chromosomes longs et indivis.

FIG. **9**. Chromosomes presque achevés.

FIG. **10**. Chromosomes de la fin de la prophase.

FIG. **11**. Les dix-huit chromosomes de la fin de la prophase.

FIG. **12** et **13**. Métaphase Dix-huit chromosomes.

FIG. **14**. Métaphase. Les corps chromatiques dans le protoplasme.

FIG. **15**. Les chromosomes divisés longitudinalement.

FIG. **16**, **17**, **18**. Les divers aspects de la fin de l'anaphase.

FIG. **19** et **20**. Le repos cytaire.

FIG. **20***bis* et **21**. Apparition des bandes chromatiques de la prophase hétérotypique.

FIG. **22**, **23**, **24**. Noyaux leptotènes.

FIG. **25** et **25***bis*. Passage du stade leptotène au stade zygotène.

FIG. **26**, **27**, **28**, **29**. Noyaux zygotènes. Passage au stade pachytène.

PLANCHE II.

FIG. **30.** Fin du stade zygotène.

FIG. **31, 32, 33, 34.** Noyaux pachytènes ou plectanèmes (BOLLES LEE). Dans la FIG. **33**, disposition nette en bouquet.

FIG. **35** à **38** Dédoublement longitudinal.

FIG. **39** à **49.** Noyaux strepsitenes.

FIG. **50** à **55.** Raccourcissement et épaississement graduels des anses strepsitenes.

PLANCHE III.

FIG. **56.** Dessin provenant d'une préparation fortement différenciée. Transition entre les anses strepsitenes et les chromosomes diacinétiques.

FIG. **57** à **64.** Formes diverses des chromosomes diacinétiques.

FIG. **65.** Diacinèse définitive.

FIG. **66** Les neuf chromosomes au moment où ils se rangent au fuseau I.

FIG. **67, 67***bis*, **68** Métaphase I. dans des préparations fortement colorées.

FIG. **69, 70.** Métaphase I. dans des préparations fortement différenciées.

FIG. **71** et **72.** Formation des noyaux-filles I.

FIG. **73.** Intercinèse.

FIG **74, 74***bis*, **75.** Chromosomes de la fin de l'intercinèse.

FIG. **76.** Les neuf chromosomes au fuseau homéotypique.

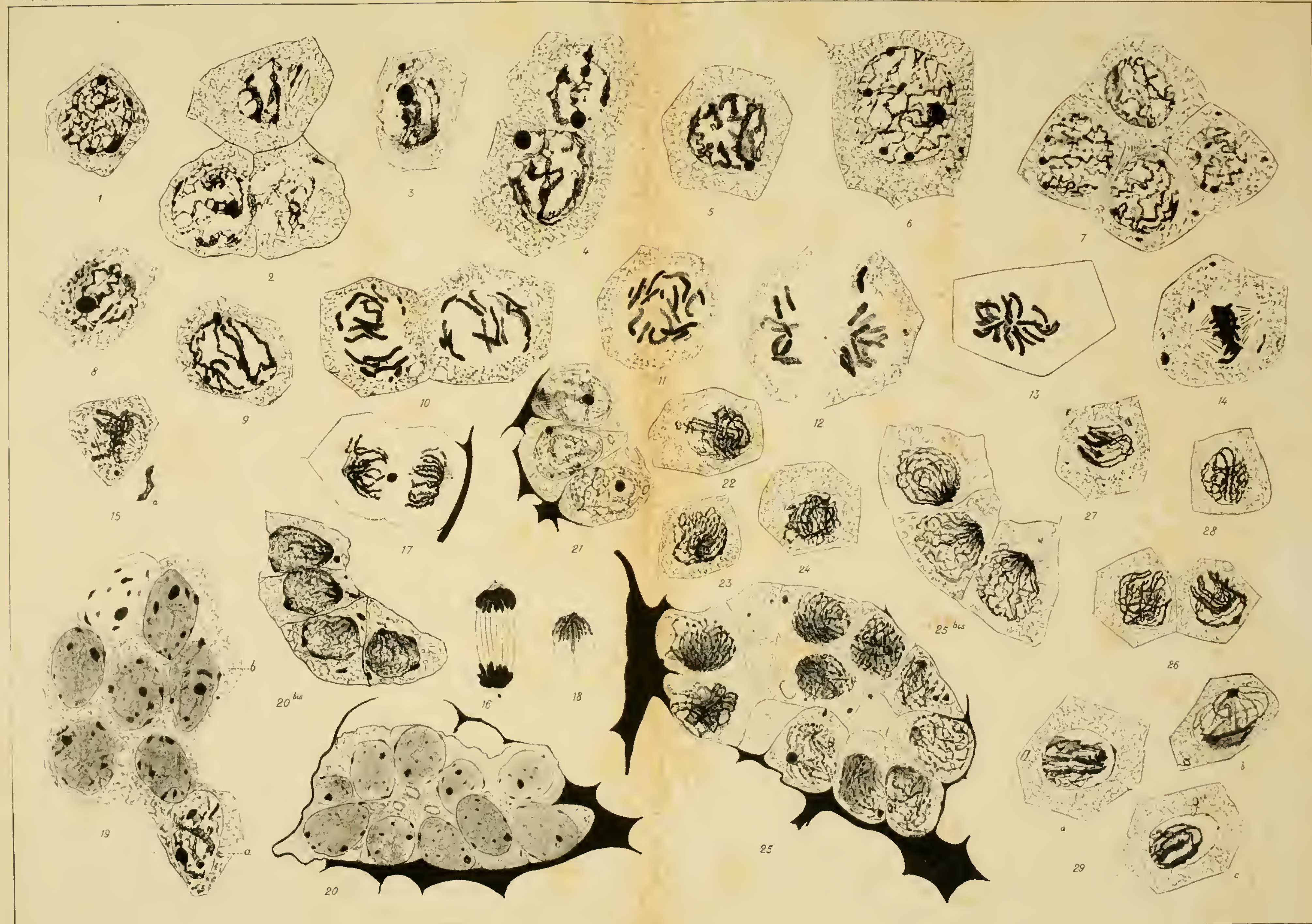
FIG. **77, 78.** Métaphase II.

FIG. **79** Anaphase II.

FIG. **80.** Formation des noyaux spermatidaires.

FIG. **81** à **87.** Évolution de la spermie.

Planche I.



M. Bordás ad nat. del.

Imp. Giele, Louvain.

J. Singelée, lith.

Planche II



M. Bordás at nat del

Imp Giele, Louvain

J Singelée lith



M. Bordás ad nat. del

Imp. Giele, Louvain

J. Singelée, lith. Brux.



nat.　　Lith. De Tollenaere frères Brux.

Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les crucifères

II. L'Archésporium dans le genre "Cardamine"

PAR

R. VANDENDRIES,

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES,
PROFESSEUR A L'ATHÉNÉE D'ANVERS.

(Mémoire déposé le 5 juin 1912.)

Contribution à l'étude du développement de l'ovule dans les crucifères

Dans un travail sur le développement des crucifères publié par cette Revue ([1]), nous avons établi, chez le *Cardamine pratensis* et le *Sisymbrium taraxacifolium*, l'existence d'un mégasporium à multiples sporocytes, constituant tout le nucelle. Ces espèces se caractérisent par une évolution remarquable du nucelle, rappelant les diverses phases du développement d'un sporange de *Ptéridophyte;* la stérilisation de certains éléments reproducteurs n'y apparaît que fort tardivement, au stade de tétrades, et jusqu'à ce stade avancé l'élément destiné à persister et à devenir fertile ne présente aucune allure spéciale. Nous avons jugé utile de reproduire dans la FIG. 1 un nucelle de *Cardamine pratensis* avec ses nombreux sporocytes, tels qu'ils ont été décrits dans notre travail précédent.

Il nous a paru intéressant de rechercher si les autres espèces du genre *Cardamine* se distinguaient, elles aussi, par des caractères archaïques aussi frappants, et d'y déterminer éventuellement les divers degrés de la réduction progressive des éléments sporogènes.

Nos recherches ont porté sur les espèces indigènes : *C. amara* L., *C. hirsuta* L., *C. sylvatica* LINK., *C. impatiens* L.

Nous nous sommes encore servi, comme fixateur, de la liqueur de BOUIN et, comme colorant, de l'hématoxyline au fer. Les dessins ont été faits à l'aide de l'appareil ABBE.

(1) *Contribution à l'histoire du développement dans les crucifères;* La Cellule, XXV, 1909.

Cardamine amara L.

La jeune protubérance ovulaire présente à son sommet un nombre variable de cellules sporogènes qui se distinguent facilement des cellules du méristème sous-jacent : elles sont plus volumineuses, la coloration du protoplasme résiste à une dégradation prolongée par l'alun, le noyau très apparent contient un gros nucléole compact, l'élément chromosomique n'étant guère décelable au grossissement utilisé. Elles présentent donc des caractères analogues à ceux des jeunes cellules initiales de *C. pratensis*.

Leur nombre est très variable, d'un ovule à l'autre, dans un même ovaire : certains ovules n'en contiennent que trois, nettement apicales, polyédriques, et de même grandeur; d'autres en renferment jusqu'à huit, occupant la majeure partie du nucelle, FIG. 2. Dans ce cas extrême, la cellule axiale est souvent plus développée et représente, sans doute, l'élément destiné à demeurer privilégié. En prenant comme base du nucelle la couche de cellules située au niveau des génératrices du tégument interne, FIG. 2, nous constatons que la majeure partie de ce nucelle est composée de cellules sporogènes : le nucelle lui-même représente donc un archésporium recouvert d'un épiderme. Malgré de minutieuses recherches, nous n'avons jamais observé d'images cinétiques dans ces jeunes éléments; ils grandissent et deviennent directement les sporocytes définitifs. Les faits concordent d'ailleurs avec les observations des stades ultérieurs.

Il s'ensuit que, dans l'évolution nucellaire de *C. amara*, la phase de cellules *initiales*, — mères des cellules sporocytaires, — que nous avons observée dans *C. pratensis*, se trouve supprimée.

Les sporocytes polyédriques s'allongent et prennent la forme de massues plus ou moins ondulées, dont la pointe est tournée vers la base du nucelle. Leurs dimensions finales dépendent de leur nombre et de la place dont ils peuvent disposer dans l'organe.

La FIG. 3 représente deux gros sporocytes à noyau volumineux, visibles dans une même coupe et allongés côte à côte dans toute l'étendue du nucelle; un troisième sporocyte, identique à ceux-ci, se trouve en profondeur dans la coupe suivante.

Il serait fort hasardeux de vouloir déterminer entre ces trois cellules l'élément destiné à prévaloir : le seul indice qui pourrait, peut-être, nous éclairer et que nous retrouvons d'ailleurs dans d'autres préparations, c'est

la phase cinétique du noyau. L'un deux se trouve à la fin de la diacinèse et commence à disposer ses petits chromosomes, en forme de V, à l'équateur du fuseau, alors que ses congénères ne montrent que des figures de prophase moins avancée.

La FIG. 4 montre quatre sporocytes : il en existe trois autres analogues à ceux-ci dans une coupe suivante. Les noyaux y sont au repos, hormis celui de l'élément axial, qui s'engage dans la diacinèse.

Nous insistons sur l'aspect caractéristique de ces sporocytes qui rappellent d'une manière frappante les beaux sporocytes de *C. pratensis*, dont ils ne diffèrent que par la taille, l'organe tout entier étant ici réduit à de moindres proportions. Le développement des téguments recouvrant la base du nucelle correspond exactement à celui que nous avons indiqué au même moment chez *C. pratensis*.

Les autres cellules du nucelle, fort rares dans toutes nos préparations, restent peu colorées, confinées à la base ou à la périphérie du sporange, et s'effacent complètement devant les sporocytes envahisseurs.

Bientôt s'accomplissent, dans tous les sporocytes, les cinèses de maturation et, quoique nous puissions observer, de l'un à l'autre, des retards dans les phénomènes, cependant la plupart des sporocytes finissent par donner naissance chacun à une tétrade, allongée parallèlement à l'axe du nucelle. Tel est le stade représenté dans la FIG. 5. L'activité cinétique n'est pas égale pour tous les sporocytes, où les divisions hétéro- et homéotypiques voisinent, et c'est ce caractère désordonné qui marque, semble-t-il, la première étape d'une stérilisation progressive du contenu sporangial. Il n'en est pas moins fort difficile et même parfois impossible, dans bien des nucelles, de désigner, à ce stade, la tétrade reproductrice privilégiée.

Dans les groupes quaternes achevés, la cellule la plus profonde diffère de ses sœurs par sa taille, la grosseur du nucléole, la densité du protoplasme, l'affinité pour les colorants, autant de caractères qui les signalent comme reproductrices. Les trois autres cellules des tétrades portent dès leur naissance les stigmates d'une dégénérescence rapide. Elles vont se résorber et leurs résidus, écrasés par le développement des éléments privilégiés, se retrouvent disséminés contre l'épiderme, FIG. 6. Ce sort est partagé par la plupart des cellules inférieures elles-mêmes, de telle sorte qu'il est rare d'en voir plus de trois dans un ovule.

Une étape décisive vient d'être franchie : elle est caractérisée par l'avortement de plusieurs tétrades complètes et la résorption des cellules sacrifiées.

L'unique cellule mégasporale privilégiée grandit et subit une première division, que nous n'avons plus observée chez ses congénères; frappées dans leur développement ultérieur, celles-ci s'altèrent avec rapidité et sont bientôt totalement résorbées au profit des éléments prévalents, FIG. 6.

Dès lors la croissance du sac embryonnaire se poursuit avec rapidité; les débris des cellules sacrifiées tapissent la cavité nucellaire, sont refoulés et écrasés contre l'épiderme du nucelle par le développement de la mégaspore qui se divise pour donner les huit noyaux du gamétophyte, FIG. 7.

Nous observons dans la FIG. 8 un sac embryonnaire à deux noyaux entourés de nombreux débris très colorables en voie de résorption. Ceux-ci auront totalement disparu bien avant que le sac embryonnaire ne soit complètement préparé pour la fécondation.

La croissance ultérieure de l'ovule ne s'écarte plus du plan de développement établi dans notre précédent travail pour *Draba verna*, et nous avons jugé inutile de la décrire ici. Nous arrêterons également nos investigations sur les espèces suivantes dès le stade où le caractère sporangial aura disparu dans le nucelle.

Cardamine hirsuta L.

Dans cette espèce, comme dans la suivante, le caractère d'archésporium ne se manifestera dans le nucelle que par l'apparition, au sommet de la protubérance ovulaire, de trois cellules sporogènes, FIG. 9 : l'élément destiné à prévaloir domine dès le début, il occupe une situation axiale et ne tarde guère à effacer complètement ses congénères frappés de stérilité, FIG. 10. A l'époque où commence la croissance des téguments, il n'existe plus trace des sporocytes sacrifiés, la cellule-mère unique grandit considérablement, achève ses deux cinèses de maturation et donne naissance à une tétrade axiale allongée, FIG. 11; la cellule interne se détache, se vacuolise, grossit et refoule ses congénères stériles, dont les débris persisteront longtemps encore au sommet de l'organe, FIG. 12.

La simplification du mégasporange peut atteindre, dans cette même espèce, l'extrême limite de la réduction. Dans ce cas, il n'apparait qu'un seul sporocyte et nous assistons alors au développement d'un ovule analogue à celui que nous avons déjà observé chez *Draba verna* et décrit comme le type d'un ovule à nucelle réduit.

Il est intéressant de constater dans un même ovaire des nucelles à trois sporocytes alternant avec des nucelles monosporocytaires.

Cardamine sylvatica Link.

La genèse du sac embryonnaire de *C. sylvatica* est la même que celle de *C. hirsuta*. La similitude est absolue, au point que nous serions fort embarrassé de signaler durant tout le développement de l'ovule un seul détail qui pourrait caractériser l'une ou l'autre de ces deux espèces ([1]).

La FIG. 13 représente un jeune massif nucellaire de *C. sylvatica*, avant l'apparition du premier bourrelet tégumentaire. Le sommet du méristème est occupé par trois cellules sporogènes, de forme prismatique, se distinguant des cellules sous-jacentes par leur taille, leur protoplasme et leur noyau. La cellule axiale seule persiste comme chez *C. hirsuta*, et la disparition des deux sporocytes latéraux est tout aussi précoce que dans cette dernière espèce. La cellule-mère définitive donne naissance à une tétrade longitudinale, FIG. 14, dont l'évolution est modelée sur celle de *C. hirsuta*. Le sac embryonnaire se développe au point d'occuper la majeure partie du nucelle; nous avons représenté dans la FIG. 15 un pareil sac embryonnaire, après la première cinèse gamétophytique. Le développement ultérieur rappelle celui de *Draba verna* et de *C. hirsuta*.

Cardamine impatiens L.

La réduction de l'appareil sporangial est ici complète dès l'origine : la cellule initiale, unique dans le jeune massif ovulaire, FIG. 16, affirme une prédominance très précoce. Son histoire nous rappelle dans ses moindres détails l'évolution de l'initiale unique de *Draba verna*. Nous avons jugé superflu d'en mentionner les principales phases et nous nous en référons aux descriptions que nous avons publiées pour cette dernière espèce.

(1) Pour éviter une confusion que rendrait possible la grande ressemblance des deux espèces avant la floraison, nous n'avons étudié que du matériel déjà porteur de siliques. Nous adressons nos vifs remerciments à nos dévoués confrères, M. Van den Broeck qui a bien voulu nous indiquer une abondante station de *C. sylvatica*, et M. Peters qui nous a fourni une excellente récolte de *C. impatiens*.

CONCLUSIONS.

L'ontogénèse du sac embryonnaire dans le genre *Cardamine* nous offre un nouvel exemple de la stérilisation progressive des cellules nucellaires, dont nous avions déjà établi l'existence chez les crucifères.

Les étapes de cette stérilisation se résument comme suit :

C. pratensis et *C. amara* ont un *archésporium nucellaire* qui donne naissance à de *multiples tédrades.*

L'apparition préalable de cellules initiales est supprimée dans *C. amara.* De plus, l'élimination des cellules stériles y est plus rapide et le nombre de sporocytes plus variable.

2° *C. hirsuta* et *C. sylvatica* ne forment, au maximum, que trois sporocytes et peuvent même n'en produire qu'un seul, dès l'origine. La dégénérescence des deux sporocytes stériles y est très précoce.

3° Ces deux espèces font la transition au *cas extrême* représenté par *C. impatiens*, chez qui le caractère archésporial du nucelle a totalement disparu.

4° La stérilisation du sporange primitif s'est accomplie dans le genre *Cardamine* :

a) par évolution raccourcie (suppression des initiales, dégénérescence précoce des éléments sporocytaires, différenciation hâtive de la cellule privilégiée);

b) par réduction du nombre des sporocytes, variant de 8 à 1.

Nous résumons, dans le tableau de la page suivante, les degrés de la réduction progressive des éléments sporogènes dans le nucelle des crucifères.

En terminant, nous remercions vivement M. le Professeur Grégoire d'avoir bien voulu s'intéresser à nos recherches et nous aider de ses conseils.

ESPÈCES

C. pratensis *Sisymbrium taraxacifolium*	*C. amara*	*Sis. officinale, S. thalian., C. hirsuta, C. sylvatica, Caps bursa-pastoris*	*Card. impatiens, Barbarea vulgaris, Thlaspi arvense, Draba verna*
Cellules initiales nombreuses produisant des sporocytes en nombre double	Sporocytes en nombre *variable*	6 à 1 sporocyte	1 sporocyte
Tétrades *multiples*	Tétrades *multiples*	1 tétrade	1 tétrade
Désorganisation *lente* des tétrades frappées de stérilité	Désorganisation *rapide*	—	—
Différenciation tardive de la cellule fertile définitive	Différenciation *précoce* de la cellule fertile définitive		

EXPLICATION DES FIGURES DE LA PLANCHE

(Grossissement : Obj. 1 15 Koristka × Oc. 4).

FIG. **1**. *Cardamine pratensis*. Nucelle et archéspores.
FIG. **2**. *Cardamine amara*. Massif ovulaire avec nombreux sporocytes jeunes.
FIG. **3**. » » Nucelle et deux grands sporocytes.
FIG. **4**. » » Nucelle et sporocytes multiples
FIG. **5**. » » Nucelle et tétrades.
FIG. **6**. » » Sacs embryonnaires jeunes.
FIG. **7**. » » Tétrades en résorption.
FIG. **8**. » » Sac embryonnaire à deux noyaux. Débris des tétrades stériles.
FIG. **9**. *Cardamine hirsuta*. Nucelle et trois sporocytes jeunes.
FIG. **10**. » » Nucelle et un sporocyte volumineux.
FIG. **11**. » » Tétrade unique.
FIG. **12**. » » Sac embryonnaire. Résorption des cellules stériles.
FIG. **13**. *Cardamine sylvatica*. Nucelle et trois sporocytes jeunes.
FIG. **14**. » » Tétrade unique.
FIG. **15**. » » Sac embryonnaire avec deux noyaux.
FIG **16**. *Cardamine impatiens*. Sporocyte unique.

Zur Anordnung, Trennung und Polwanderung

der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase

der somatischen Karyokinese bei Urodelen,

VON

Hermann MUCKERMANN.

(INSTITUT CARNOY. — LABORATOIRE DU PROFESSEUR V GRÉGOIRE.)

(Mémoire déposé le 29 juin 1912.)

Zur Anordnung, Trennung und Polwanderung

der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase

der somatischen Karyokinese bei Urodelen.

Das letzte Wort über die somatische Karyokinese ist noch längst nicht geschrieben, auch nicht für die Paradigmen der Cytologie. Um von der Ursachenfrage des Mechanismus dieser Lebensfunktion überhaupt nicht zu reden, so verlangt zumal die Frage nach dem Durchgang der chromatischen Substanz durch Telophase und Prophase mit den verschiedenen achromatischen Begleiterscheinungen, sowie auch die Frage nach dem innern Aufbau der Chromosomen neue Untersuchungen mit zum Teil gänzlich veränderter Methode.

Eine Tatsache jedoch — wohl eine der wichtigsten des ganzen Teilungsprozesses schien ohne Zweifel in den festen Bestand der Cytologie übergegangen zu sein, nämlich, dass die in der Prophase früher oder später sichtbar werdende Längsspaltung der individualisierten chromatischen Fäden sofort nach Abschluss der unmittelbar folgenden Metaphase zur definitiven Trennung dieser Längshälften führt. Und wenn auch, wie es scheint, kein Forscher bis dahin das Auseinanderweichen und die Polwanderung der Chromosomen *Schritt für Schritt* und *lückenlos* nach *tatsächlichen* Beobachtungen gezeichnet und beschrieben hat, so war doch jedermann überzeugt, dass eine etwaige Untersuchung keine Resultate zeitigen könnte, die der eben ausgesprochenen Lehre widersprächen.

Nicht so Armand Dehorne. Auf Grund von Beobachtungen, die Dehorne in der somatischen Karyokinese von *Salamandra maculosa* und *Allium cepa* angestellt hat, glaubt er die traditionelle Ansicht durch eine ganz neue Theorie ersetzen zu müssen. Er hat seine Entdeckung zuerst in den « Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences » (1) von Paris veröffentlicht, dann in Goldschmidt's « Archiv für Zellforschung » (2), endlich in einer grossen Abhandlung in « Archives de Zoologie expérimentale et générale » (3).

Gerade beschäftigt mit einer eingehenden Untersuchung über die somatische Karyokinese bei Urodelen, habe ich auf Anregung Professor Grégoire's, der selbst die botanische Seite der Frage übernahm (4), die neue Theorie und ihre tatsächlichen Grundlagen an meinen eigenen Präparaten nachgeprüft. Dabei gab ich, eben mit Rücksicht auf die Arbeit Dehorne's, unter den Urodelen *Salamandra maculosa* den Vorzug. Die folgenden Ausführungen enthalten das Resultat meines kritischen Vergleichs. Zugleich sollen sie *über die Kritik hinaus* als *positives Ergebnis* die *Anordnung*, *Trennung* und *Polwanderung* der Chromosomen in der Metaphase und Anaphase *eingehender und vollständiger* klarstellen, als dies früher geschehen ist; denn, wie vor vierzig Jahren Flemming Strasburger gegenüber schrieb, « alles was sich hier nur finden lässt, ist wichtig für die Kenntnis der Teilungsmechanik ». Ich bemerke jedoch ausdrücklich, dass alle übrigen von Dehorne behandelten Fragen, die den vorliegenden Punkt nicht unmittelbar berühren, der grösseren Klarheit halber hier unberücksichtigt bleiben sollen. Ebenso möchte ich alle Fragen, welche die Spindel betreffen, an dieser Stelle ausgeschaltet wissen.

(1) *Sur la coexistence de la division et d'une subdivision des chromosomes à l'état quiescent;* Band CLI, S. 995-997, 28. Nov. 1910.

(2) *Recherches sur la division de la cellule. I Le duplicisme constant du chromosome somatique chez Salamandra maculosa et chez Allium cepa;* Archiv für Zellforschung, Band VI, S. 613-639, 1911.

(3) *Recherches sur la division de la cellule. II. Homéotypie et hétérotypie chez les Annélides polychètes et les Trématodes;* XLIX (Dec. 1911), S. 1-175, 14 Tafeln.

(4) Wie ich vernehme erscheint die Arbeit Prof. Gregoire's in den « Annales de la Société scientifique de Bruxelles », vol. XXXVII, unter dem Titel : « *Les phénomènes de la métaphase et de l'anaphase dans la caryocinèse. A propos d'une interprétation nouvelle* ». Ich möchte ausdrücklich auf die Arbeit Grégoire's verweisen, zumal da ich keine Gelegenheit hatte, sie für meine eigene Arbeit einzusehen und entsprechend zur verwerten.

I. Dehornes neue Interpretation der somatischen Metaphase und Anaphase.

Nach den bisherigen Anschauungen gehen bei *Salamandra maculosa* aus der somatischen Prophase 24 individualisierte Chromosomen hervor. Jedes von ihnen ist längsgeteilt oder weist oft genug, wenigstens an den Enden, das Vorhandensein einer solchen Spaltung auf, besonders in Epithelzellen. Sobald die Spindel ihre bauschig auseinanderweichenden Fasern zwischen den beiden Polen der Zelle ausgebreitet hat, liegen die 24 längsgeteilten Chromosomen wie ein Tonnenreif um den grössten Durchmesser der Spindel, diese wenigstens in irgend einem Punkt berührend. Es ist das Stadium der Aequatorialkrone oder *Metaphase.* Es folgt die *Anaphase.* Die Längshälften der Chromosomen weichen auseinander. Die *eine Hälfte* jedes Chromosoms wandert zum einen, *die andere* zum andern Pol, so dass jeder der beiden Kerne die Hälfte eines jeden Chromosoms des Mutterkerns erhält. Die Chromosomenzahl bleibt so stets unverändert, nur die chromatische Masse jedes Chromosoms ist durch die Längsspaltung auf die Hälfte reduziert. Kurz, um den Punkt, worauf hier alles ankommt, scharf zu präzisieren, es sind *die in der Prophase durch Spaltung von Chromosomen entstehenden Chromosomenhälften*, die in der *zunächst folgenden Anaphase* auseinanderweichen.

Ganz anders verläuft der Vorgang nach Armand Dehorne. Freilich gehen auch nach ihm — und das ist das neutrale Gebiet, auf dem sich seine Ansichten mit den bisherigen begegnen — aus der Prophase von *Salamandra maculosa* 24 chromatische Schleifen hervor, von denen eine jede mehr oder weniger klare Zeichen einer Längsspaltung aufweist. Aber nach Dehorne — und hier beginnt sofort die Ansichtentscheidung — sind die 24 chromatischen Schleifen trotz ihrer Individualität keine Chromosomen, sondern nur *primäre Hälften* von Chromosomen, *zu Paaren geordnet.* Jedes Schleifenpaar ist *ein* » Chromosom «. Und was man bis dahin als Längsspaltungen von Chromosomen bezeichnete, sind nach Dehorne die *sekundären Längshälften* der primären Hälften eines chromatischen Schleifenpaars. Zur Bildung der Aequatorialplatte, oder besser Aequatorial*krone*, lagern sich somit 12 Paare um den grössten Aequator der Spindeltonne, das eine neben dem andern, *doch stets so*, dass die primären Hälften eines jeden

Schleifenpaares selbst *nicht nebeneinander*, sondern *übereinander* liegen. Daher die als typisch von DEHORNE bezeichnete fig. 8 *b*, die meiner Abb. 21 ungefähr entsprechen dürfte. Wie man sich leicht vorstellen kann, entsteht durch die beschriebene Uebereinanderlagerung von chromatischen Schleifen eine doppelte Aequatorialkrone, aus je 12 längsgespaltenen primären Hälften zusammengesetzt. « Le duplicisme » der Prophase erhält sich somit durch die Metaphase hindurch, die sich ebenfalls aus 12 doppelt (d. h. primär und sekundär) gespaltenen chromatischen Elementen zusammensetzt. Nur die Anordnung hat sich verändert.

Welches sind nun die chromatischen Elemente, die nach DEHORNE in der Anaphase auseinanderweichen? Nach den bisherigen Anschauungen müssten sich die DEHORNEschen *sekundären Hälften* von einander trennen; denn diese entsprechen ja der Längsspaltung der 24 individualisierten chromatischen Gebilde der letzten Prophase. Nach DEHORNE's Ansichten dagegen trennen sich *nicht die sekundären, sondern die primären* Hälften (also die Hälften der prophasischen Paare) von einander. Letzteres geschieht auf sehr einfache Art. Entsprechend ihrer metaphasischen Anordnung weichen die übereinanderliegenden Aequatorialkronen auseinander. Die eine Krone aus 12 primären Hälften wendet sich zum einen Pol, die andere zum andern. Da nun jede primäre Hälfte längsgeteilt ist, sieht man nach DEHORNE zu Anfang der Anaphase 24 chromatische Einzelelemente zu je 12 Paaren geordnet zu den beiden Polen wandern. Jedes Einzelelement — um dies zum Ueberfluss noch einmal zu wiederholen — entspricht je einer primären Hälfte und ist selbst aus zwei sekundären Hälften zusammengesetzt. Von diesem Augenblick an, d. h. mit Beginn der Anaphase, hören die früheren primären Hälften auf, Hälften zu sein. *Sie werden zu selbständigen Chromosomen*, deren frühere sekundäre Hälften nunmehr den Rang von primären einnehmen. « Le duplicisme » hat sich gleichsam verjüngt; und da DEHORNE die Persistenz der Chromosomen annimmt, werden nach ihm in der folgenden Prophase wiederum 12 Paare chromatischer Elemente erscheinen, ein jedes aus zwei primären Hälften zusammengesetzt. Durch erneute Längsspaltung der einzelnen primären Hälften, die DEHORNE bereits in die gerade vorausgehende Telophase oder Anaphase verlegt wissen will, entstehen die neuen sekundären Hälften, so dass die neue Prophase in jeder Hinsicht der vorausgehenden entspricht. Die nun folgende Metaphase und Anaphase verlaufen genau wie die vorhergehenden. Es bildet sich eine Aequatorialdoppelkrone, und darauf schei-

den die übereinanderliegenden primären Hälften voneinander. Aber die primären Hälften dieser Anaphase sind identisch mit den sekundären Hälften der *vorletzten Prophase*, und folglich werden *erst jetzt in der Anaphase n die sekundären Hälften aus der Prophase n—1* (beziehungsweise aus der der Prophase *n — 1* unmittelbar vorausgehenden Telophase oder Anaphase) *von einander gelöst*. Da DEHORNE, wie man sieht, die chromatischen Elemente in jedem Stadium zu Paaren angeordnet findet, nannte er seine Theorie « *la théorie du duplicisme constant* ».

Der *fundamentale* Unterschied zwischen den bisherigen Anschauungen und denen DEHORNE's besteht also darin, dass die nach DEHORNE in der Prophase *n* (beziehungsweise mehr oder weniger unmittelbar vorher) vorhandene Längsspaltung der individuellen chromatischen Elemente erst in der Anaphase *n + 1* zur tatsächlichen Auseinandertrennung der gespaltenen Hälften führt, während nach den bisherigen Anschauungen die Trennung derselben Längshälften bereits in Anaphase *n* erfolgt.

Hier liegt die Hauptsache. Dass sich nach DEHORNE die chromatischen Elemente nicht nur in Metaphase und Anaphase, sondern überall zu Paaren zusammenfinden, trifft nicht den *wesentlichen* Gegensatz zwischen seinen Anschauungen und den traditionellen. Denn die Anordnung zu Paaren ist *a priori* mit beiden Anschauungen vereinbar und wurde in andern Fällen tatsächlich beobachtet. Nur die Interpretation würde eine einfachere sein, nämlich nur zurückweisend auf die befruchtete Eizelle, in der sich die männlichen und weiblichen Chromosomen « paarten ». Ebenso ist es erst recht unwesentlich, *wann* die Spaltung eintritt, ob erst in der frühen oder späten Prophase oder viel früher, z. B. gar in der vorletzten Anaphase. Denn auch hier befinden sich die Ansichten DEHORNE's *a priori* in keinerlei Widerspruch mit dem bis dahin beschriebenen Vorgang der Karyokinese. Bemerken möchte ich nur, dass eine vorprophasische Teilung nicht sehr wahrscheinlich sein dürfte, einmal weil die lichten Stellen, die sich hie und da, bald nebeneinander, bald hintereinander, in der Mitte und rundum in telophasischen Chromosomen finden, sich viel natürlicher — die Persistenz der Chromosomen vorausgesetzt — als Uebergang zur Aktivität des « Ruhestadiums » erklären. Das Wiederauftreten durchaus ähnlicher Erscheinungen in der frühen Prophase würde in umgekehrter Folge den Uebergang zur regelrechten Gestaltung der Chromosomen bilden. Erst nachdem die Regulation der chromatischen Substanz vollendet ist, dürfte eine Längsteilung verständlich sein,

da doch die Längsteilung allem Anschein nach eine wirkliche Halbierung sein soll, und daher eine gewisse Regulation voraussetzt. Ueberdies dürfte es fast selbstverständlich erscheinen, die Teilung als eine natürliche Folge der Zellernährung und des individuellen Zellwachstums aufzufassen, die jedoch erst zwischen Telophase und Prophase stattfindet. Was aber die Anaphase der ersten Reifungsteilung angeht, so ist es klar, dass sie nicht zum Vergleich herangezogen werden darf, da die dort beobachtete Längsteilung tatsächlich bereits im - Strepsitène-stadium - vorhanden ist und somit einer Prophase angehört, die durch einen andern Vorgang ganz eigener Art nur unterbrochen wird. Doch ich will *an dieser Stelle* weder diese noch die andere - Nebenfrage - an der Hand entsprechender Belegsabbildungen und Literaturverweisen diskutieren. Denn der *eigentliche unvereinbare Gegensatz* trifft einzig und allein die *metaphasische Anordnung* und das *anaphasische Auseinanderweichen der chromatischen Schleifenhälften*, nicht den Zeitpunkt ihrer Längsspaltung oder ihre etwaige prophasische Anordnung zu Paaren.

Demnach sind *zwei Fragen* zu beantworten, die jedoch beide, wie ich in ihrer Formulierung andeuten möchte, *über die Kritik hinaus* auf *positive* Resultate hinzielen :

1. **Wie sind die 24 chromatischen Elemente der Metaphase angeordnet ?** Im besondern, liegen sie *in je zwei Aequatorialkronen von je 12 Schleifen übereinander*, oder liegen *alle 24 Schleifen*, oder genauer die Scheitelpunkte der Schleifenwinkel, in *derselben Ebene?*

2. **Wie vollzieht sich** (tatsächlich, nicht ursächlich) **die Trennung und Polwanderung der chromatischen Elemente?** Im besondern, weichen zu Beginn der Anaphase *die Hälften der 24 chromatischen Einzelschleifen auseinander*, *oder sind es ganze Schleifen die sich trennen?*

Die *erste* Frage betrifft also die *Anordnung der Chromosomen* zur Zeit ihrer Einfügung in die Spindel, die *zweite* die *Trennung* und den *äusseren Verlauf des Auseinanderweichens bis zum Schluss der Anaphase*, d. h. bis zu jenem Augenblick, wo die auseinanderweichenden chromatischen Elemente an den beiden Polen anlangen. Beide Fragen und sämtliche Abbildungen betreffen indessen nur die Chromosomen, nicht die Spindel oder andere Zellelemente.

II. Die tatsächliche Anordnung der chromatischen Elemente in der Metaphase.

Dehorne bringt zur Beantwortung der ersten Frage zwei nach ihm *entscheidende* Abbildungen : 8a und 8b. Erstere soll die Aequatorialplatte einer Spermatogonie darstellen, vom Pol aus gesehen; letztere das Bruchstück einer solchen Platte aus einer Epithelzelle im Profil. Von Abbildung 8a, die leider keine Spindel aufweist, behauptet Dehorne : « Cette plaque était formée de deux couronnes très nettes renfermant chacune 12 anses primaires subdivisées sur le point de devenir 12 paires d'anses dans lesquelles les chromosomes sont tous indépendants. Lorsque cela se réalise, chacune des deux couronnes superposées comprend 24 chromosomes et la plaque équatoriale tout entière renferme naturellement 48 chromosomes ». Abbildung 8b ist nach Dehorne eine durchaus typische Abbildung (« tout à fait typique »). Erklärend bemerkt Dehorne, er habe eine bestimmte Zahl von Aequatorialkronen untersucht und sich überzeugt, dass die Anordnung von chromatischen Schleifenpaaren nicht einer zufälligen Annäherung zugeschrieben werden dürfe. Nein, die 24 Chromosomen « sont répartis selon 12 couples dont l'insertion au fuseau se fait comme il est d'usage ici, c'est-à-dire en superposition horizontale. Les 24 chromosomes sont disposés selon deux plans, de façon à former deux couronnes horizontales superposées. Au moins à un moment chacune de ces couronnes renferme 12 chromosomes seulement ».

Sind die Dokumente Dehorne's *beweiskräftig?*

Schon 1882, noch ehe man das Wesen der Karyokinesis in der gleichen Verteilung von chromatischen Hälften auf die Tochterkerne erkannte, haben zwei Altmeister der Cytologie, Flemming [1] und Strasburger [2], Aequa-

---

[1] *Zellsubstanz, Kern- und Zellteilung.* Leipzig, 1882, Tafel IIIb. Fig. 40.

[2] *Ueber den Teilungsvorgang der Zellkerne und das Verhaltnis der Kernteilung und Zellteilung.* Bonn, 1882, Tafel III, Fig. 190. Strasburger stellt 19 Chromosomen dar, einige noch spiremartig mit den Enden verbunden. Letzteres hat sich später, als unrichtig erwiesen, da es nach den Untersuchungen Grégoire's und seiner Schüler überhaupt keine Spiremquerteilung in der Karyokinese gibt. Meine eigenen Praeparate bestatigen dies aufs klarste Zur Frage vergleiche u. a. : V. Grégoire et Wygaerts : *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes dans les cinèses somatiques;* La Cellule, XXI (1903), S. 29, 44, ..; Kowalski : *Reconstitution du noyau et formation des chromosomes dans les cinèses somatiques de la larve de salamandre;* La Cellule, XXI (1904), S. 356 . ; Grégoire : *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales;* La Cellule, XXIII (1906), S. 336.

torialplatten von *Salamandra maculosa* gezeichnet, die deutlich genug das Nebeneinander sämtlicher Chromosomen darstellt. Aber gerade mit der ältesten klassischen Literatur hat sich DEHORNE nicht auseinandergesetzt. In neuester Zeit hat MEVES (1) in einer wertvollen Arbeit eine ganze Reihe von Metaphasen abgebildet, welche gleichfalls das Nebeneinander der 24 Chromosomen zeigen. Indessen haben die erwähnten Forscher die Metaphasen nicht unter der Rücksicht untersucht, die DEHORNE's Theorie zu grunde liegt. Neue Vergleiche waren daher wünschenswert. Zu diesem Zweck benutzte ich eine Reihe von Hodenschnitten von 15 μ Dicke, in denen sich eine grosse Zahl von Aequatorialplatten von Spermatogonien vorfanden, die das Mikrotommesser gänzlich unberührt gelassen hatte. Als Färbung wurde die HANSEN'sche Haematoxylinlösung gewählt unter sorgfältiger Berücksichtigung einiger von HANSEN selbst vorgesehenen Modifikationen zur Erzielung guter Kontrastdifferenzierungen (2). Die HANSENsche Färbung hat nämlich unter anderm den Vorteil, die Spindel klar darzustellen, ohne zugleich die Chromosomen bis zur Undurchsichtigkeit zu schwärzen. So liess sich mit Sicherheit feststellen, ob es sich gegebenenfalls um eine Aequatorialplatte handelt, welches ihre Neigung zur Zentralachse ist, wie die einzelnen Chromosomen verlaufen, auch wenn sie mehrfach übereinandergelagert sind, und wie sie sich in die Spindel einfügen. Abbildungen **1**, **2**, **3**, **4**, **5**, stellen derartige Aequatorialplatten dar, **1-4** von oben oder schräg von der Seite gesehen, **5** im Profil. Die Darstellung der Spindel — und dies gilt für sämtliche Abbildungen — soll keinerlei Theorie nahelegen, noch ist jede Faser abkopiert. Nur die *Richtung* und die *wichtigsten Linien* stimmen genau. Letzteres gilt besonders von Abb. **5**, welche die Insertionsfasern getreu wiedergibt. In Abb. **1-4** erkennt man mit aller Deutlichkeit, dass die 24 Chromosomen *nebeneinander* in ungefähr einem einzigen Plane rund um den Aequator der Spindel liegen. Von einer gesetzmässigen *Uebereinander*lagerung von Schleifenpaaren findet man nirgendwo auch nur eine Spur. Besonders Abb. **5** schliesst jeden Zweifel aus. Die Abbildungsreihe stellt fast sämtliche Chromosomen einer grossen Spermatogonie von etwa 40 μ Durchmesser (3) dar in Profilansicht, und zwar getrennt nebeneinander, genau wie sie sich im Umkreis der Spindel

(1) *Chromosomenlangen bei Salamandra, nebst Bemerkungen zur Individualitatstheorie der Chromosomen;* Archiv fur mikroskopische Anatomie, LXXVII, 2, 1911, Tafel XI und XII

(2) Vergl. Zeitschrift für wissenschaftliche Mikroskopie, XXII, 1905, S. 55.

(3) Der grosste Durchmesser von Abb. 3 betragt 32 μ, von Abb. 2 24 μ, von Abb. 1 27 μ.

folgen [1]. Die Zelle steht im Höhepunkt der Metaphase. Jedes Chromosom zeigt einen Knickungswinkel und klare Längsspaltung; ebenso sieht man deutlich wie der Schleifenwinkel in die jedesmalige Spindelfasere ingefügt ist und wie die Chromosomenhälften nach oben und nach unten zu drängen scheinen. Meine Präparate enthalten zahlreiche Beispiele, die ganz das gleiche demonstrieren und zwar nicht blos für *Salamandra*, sondern auch für andere Urodelen, wie z. B. für *Molge pyrrhogastra* und *Siredon (Amblystoma)*, die ich eigens unter diesem Gesichtspunkt durchsah.

Man beobachtet — man vergleiche die Abbildungen — wie die Chromosomen verschieden sein können in Grösse, in der relativen Länge der Schleifenschenkel, in der Grösse und Gestaltung der Knickungswinkel. Speziell was die Grösse angeht, kann man regelmässig, wie Meves bereits feststellte, 8 kleinere und 16 grössere Chromosomen unterscheiden (z. B. Abb. 3) [2]. In der Form bilden manche von ihnen überhaupt keine Schleifen, sondern nur schwach gebogene, etwas gewundene Fäden. Nur im Höhepunkt der Metaphase nimmt jedes Chromosom, ob klein oder gross, die Form einer wenigstens schwach gebogenen Schleife an (vgl. Abb. 5), wobei nicht selten der eine Schenkel sehr kurz sein kann. Auch die Lagerung der Chromosomen weist mannigfache Verschiedenheiten auf. Bald sieht man, wie sie die Scheitelpunkte ihrer Schleifenwinkel von unten herauf zum Spindeläquator emporrecken, bald, wie sie von oben her, oder von der Seite, oder, wie nicht selten, aus dem Innern der gewölbten Spindel heraus, ein freies Plätzchen am äussersten Ring der Spindelfasern suchen. Besonders sind es drei kleine Chromosomen, die man häufig im Innern der Spindel antrifft. Weniger oft finde ich auch einzelne längere Chromosomen weit in die Mitte hineinreichen oder sie an einer Seite durchqueren und zwar auch dann noch, nachdem bereits das Auseinanderweichen der Chromosomenhälften begonnen hat. Oft genug neigt sich der eine Schleifenwinkelschenkel von oben nach unten, während der andere unter den verschiedensten Winkeln zur Seite oder nach unten oder wiederum nach oben hin abzweigt, so dass sich die Enden und ganze Teile der Schenkel in den verschiedensten Höhen- und Tiefenlagen befinden. Aber bei all diesen Unterschieden findet sich *eine einheitliche Tendenz* klar ausgeprägt und bestimmt sogar einen Teil der

---

(1) Da sich die Zelle aus zwei einanderfolgenden Schnitten zusammensetzt, liessen sich einige wenige Chromosomen nicht mit Sicherheit abbilden; Chromosomen 1—11 gehören dem ersten Schnitt an, die übrigen dem zweiten.

(2) Vgl. weiter unten.

erwähnten Unterschiede. Es ist, wie gesagt, die *Nebeneinanderlagerung* der Chromosomen beim Anschluss an die Spindelfasern und zwar in *ungefähr gleichem* Abstand von den beiden Polen.

Ich sage - ungefähr gleich -, da bei genauer Prüfung mit Hilfe der Mikrometerschraube die Verbindungslinie der Schleifenknickungen schwach wellenförmig auf — und absteigend verläuft. Aber trotz dieser feinen Unebenheiten geschieht es wohl niemals, dass zwei Schleifenpaare mit ihren Scheitelwinkeln übereinander zu liegen kommen, so sehr sie auch sonst einander nahen mögen.

Jedenfalls kann von einer Uebereinanderlagerung von zwei Aequatorialkronen, wie sie DEHORNE verficht, in keinem Augenblick der Metaphase die Rede sein, auch nicht im Moment des Uebergangs zur Anaphase. Auch dünne Schnittserien bestätigen diese Beobachtung. Zuweilen konnte ich durch 3 und 4 Schnitte den Spindeläquator und mit ihm bis zu 20 und mehr Chromosomeninsertionen verfolgen, mit den klar unterschiedenen Längshälften übereinander Man vergleiche z. B. Abb. 6 und 7, die Einzelschnitte darstellen aus Serien von 3 µ und 5 µ. Ganz das gleiche Bild bieten die andern Zellenarten, Epithelzellen nicht ausgenommen. Nur kommt in letzteren die Längsspaltung der Schleifen, die in den Spermatogonien oft nur an den Schleifenenden angedeutet ist, klarer zum Ausdruck, was jedoch in der vorliegenden Frage nichts verschlägt und zudem auf die Fixation zurückgeführt werden muss. Tatsächlich weisen auch metaphasische Profilansichten von Spermatogonialzellen an den Hodenrändern, wo der Fixator am reinsten und schnellsten wirken konnte, zumeist klare Längsspaltungen auf. Gerade unter meinen Spermatogonienpräparaten befinden sich manche Schnitte durch die Oberflächenteile der Hoden, die fast in allen Metaphasen, und zwar nicht erst im letzten Augenblick des Auseinanderweichens, sämtliche Chromosomen längsgeteilt aufweisen. Was aber die von DEHORNE behauptete metaphasische Anordnung zu Paaren angeht, so ist in meinen Präparaten dafür keine Evidenz zu finden. Auch MEVES hat umsonst darnach gesucht. Sicher sind es nicht Chromosomen von gleicher Grösse, die man regelmässig zu Paaren geordnet anträfe.

Doch wie kommt DEHORNE *zu seinen Abbildungen?* Insbesondere, *wie erklärt sich seine Figur 8a?*

Ich konnte oft genug konstatieren, dass – um den gewöhnlichsten Fall zuerst zu nennen – bei einer wenn auch nur sehr geringen Schrägstellung der Spindel Chromosomen übereinandergelagert erscheinen, die

in Wirklichkeit hintereinander und somit auf der Peripherie des Spindeläquators nebeneinander liegen. Vor allem trifft dies zu an den beiden äussersten Seiten der Spindel, dort wo der Aequator rückläufig nach hinten umbiegt. Aber auch an andern Stellen der Spindel kann man die gleiche Wahrnehmung machen, nämlich überall, wo Chromosomen bei Profilansicht der Zelle mehr oder weniger übereinanderliegen, die einen auf der dem Beobachter zugekehrten Spindelseite, die andern nach unten hin. Da der Aequator überdies ein wenig wellenförmig verlaufen kann, so braucht nicht einmal die Spindel irgendwelche Schrägstellung aufzuweisen; es genügt, dass das eine Chromosom, z. B. das hintere, etwas höher liegt, als das vordere, und eine wenigstens momentane Täuschung ist selbst bei leidlich guter Einstellung der Mikrometerschraube sehr leicht möglich. Bei Nichtbeachtung dieser Fehlerquelle kann man natürlich ohne Mühe doppelte, selbst *dreifache* Aequatorialkronen demonstrieren, wenigstens wenn man wie Dehorne nur ein winziges Aequatorbruchstück darstellt. Als Illustration einige Beispiele, die jedoch, wie ich gern zur Entschuldigung Dehorne's bemerke, keine vereinzelte Zufälligkeiten bilden, sondern sehr oft in meinen Präparaten wiederkehren und bei rascher Arbeit vielleicht die Veranlassung zu einer Täuschung bilden konnten. In Abb. **8** liegen die Chromosomen der linken Seite vollständig nebeneinander (resp. hintereinander). Weil jedoch der obere Pol ein wenig mehr dem Beobachter zugekehrt ist als der untere, müssen die Chromosomen bei mittlerer Einstellung als halb und halb übereinandergelagert erscheinen. Besonders frappant ist Abb. **21**, die Dehorne fast als Illustration für sich beanspruchen könnte. Sie ist einem Hodenschnitt von 2 1/2 μ Dicke entnommen, der mit Hansen'scher Lösung gefärbt wurde. Der obere Teil der Spindel liegt etwas höher als der untere, während andererseits das untere Chromosom um 1-2 μ höher liegt als das obere, einer Entfernung, die dem Durchschnittszwischenraum bei Zellen von dieser Grösse ungefähr entspricht. Sicher sind die Chromosomen in der Frontlinie, wo das Nebeneinander nicht bezweifelt werden kann, oft genug um die angegebene Entfernung von einander getrennt. In Abb. **22** (einem Schnitt von 4 μ Dicke entnommen) sind die Chromosomen der linken Seite 2 μ in Tiefenlage von einander entfernt und die Chromosomen der mittleren Partie beinahe 4 μ. Tatsächlich scheint das obere der hinteren Spindelseite anzugehören, während das untere in der vorderen Reihe eingefügt ist. Die Abbildung zeigt beide bei mittlerer Einstellung. Eine photographische Aufnahme würde in all diesen Fällen die Chromosomen überein-

andergelagert abbilden. Aber eine genaue Analyse mit Hilfe der Mikrometerschraube und sorgfältige Feststellung der relativen Lage der beiden Pole, der Zellachse und der Spindelfasern verlangen eine ganz andere Interpretation. Uebrigens hat DEHORNE die Spindel und ihre Richtung nur angedeutet. Seine Figur belehrt uns nicht darüber, ob die beiden Pole genau in derselben Ebene liegen oder an welchen Spindelfasern die Chromosomen eingefügt sind. Jedenfalls ist nicht daran zu zweifeln, dass ein Versehen vorliegen muss, wozu die Illustrationen der folgenden Ausführungen noch weitere Belege beibringen werden.

In diesem Zusammenhang muss noch erwähnt werden, dass die *Darstellung der Chromosomen auch in 8a* mit meinen Beobachtungen nicht übereinstimmt, wie ja auch DEHORNE's 8a und 8b nicht in Einklang zu bringen sind. Es stehen nämlich die Flächenwinkel der chromatischen Schleifen, wenigstens in unmittelbarer Nähe der Scheitelpunkte, *niemals senkrecht* auf der Aequatorialebene, sondern laufen ihr parallel.

Viele der beigegebenen Abbildungen enthalten Beispiele für diese Beobachtung. In dieser Einzelheit wenigstens ist DEHORNE's Abbildung 8b geeignet 8a zu korrigieren, vorausgesetzt dass 8a überhaupt eine Metaphase darstellt.

III. Das tatsächliche Auseinanderweichen und die Polwanderung der chromatischen Elemente in der Anaphase.

Hier hätte DEHORNE mit der eigentlichen Beweisführung einsetzen müssen. Denn es kam für seine Theorie doch alles darauf an, zu zeigen, welche chromatischen Elemente zu den beiden Polen wandern. Indessen sucht man gerade hier vergebens nach einem beweisenden Dokument. 8a und 8b sind jedenfalls keine Illustrationen für den Anfang der Anaphase und sollen es auch nach DEHORNE offenbar nicht sein. Die übrigen hierher gehörigen Abbildungen betreffen das Ende der Anaphase. Die Zwischenstadien fehlen vollständig. Zudem sind diese Figuren zu sehr auf Zufälligkeiten gegründet, als dass sie als Beweise für typische Gesetzmässigkeiten gelten könnten. Denn was die anaphasische Anordnung zu Paaren angeht, die durch Figur 3 dargetan werden soll, so wäre es geradezu merkwürdig, wenn man nicht zuweilen Teilungsfiguren antreffen sollte, die unter 24 zum Pol wandernden Chromosomen eine Reihe von Dyaden aufweisen würden. Es fragt sich nur, ob in einem solchen Fall ein allgemeines Gesetz zu

Grunde liegt oder nur ein glücklicher Zufall. Selbst wenn man auch bei Urodelen homologe Chromosomen auffinden würde, so wäre damit noch nicht ihre paarige Anordnung notwendig vorauszusetzen. Was aber die paarige Anordnung in Figur 4 angeht, so braucht man nur die weiter unten im Zusammenhang erklärten Abbildungen zu beachten, um zu erkennen, dass auch die anaphasischen Figuren DEHORNE's, so getreu sie in anderer Beziehung sein mögen, mehr eine vielleicht geistreiche Hypothese bildlich darstellen, als wirkliche Befunde, die für Verallgemeinerungen als Grundlage dienen könnten. Auf keinen Fall durfte DEHORNE bei Begründung seiner Theorie die verschiedenen Zwischenstadien der Anaphase einfach überspringen und das um so weniger, weil diese Phase der Karyokinese bis jetzt in verschiedener Hinsicht nur teilweise erforscht geblieben war.

Ich knüpfe an Abbildung 5 an. Wie bereits bemerkt, stehen die Chromosomen gleichsam in Marschbereitschaft. Man sieht z. B. in Chromosom 7, 11, aber auch in manchen andern, wie sie ihre Längshälften an die Spindelfasern nach oben und unten hin anzuschmiegen scheinen, als ob sie an dieser Stelle zuerst definitiv auseinanderweichen wollten. Damit ist einer der wichtigsten Momente in der Ontogenie der Zelle erreicht. FLEMMING schrieb 1882 : « Ich habe geschrieben, dass in der Sternform die Schleifen mit dem Winkel nach dem Centrum der Zelle stehen und dass sie in der Aequatorialplatte sich so umlagern, dass sie nachher in der Tochtersternform die Winkel nach den Polen kehren. Dies ist nun tatsächlich richtig und wird durch STRASBURGER's Beschreibung bestätigt..... *Die Art, wie die Schleifen in letztere Lage kamen, habe ich bei der Dichtigkeit dieser Figuren bei Amphibien einstweilen nicht näher ermitteln können* und mir die Vorstellung darüber gemacht, dass der Knickungswinkel der gleiche bleibe und die Schleife sich mit diesem an der achromatischen Spindel polwärts verschiebe ». STRASBURGER hat ebenfalls die Frage nach der Metakinese und Polwanderung zu lösen versucht und in seiner schon erwähnten Schrift einige kostbare Beobachtungen verzeichnet, von denen ich wenigstens ein Beispiel anführen möchte. « Die einzelnen in der Umbiegungsbewegung begriffenen Elemente, so heisst es u. a., haben die Gestalt eines S oder C, endlich einzelne schon die Form eines umgekehrten J. Es findet somit nicht Abstossung von Schenkelenden, Anziehung von Winkelteilen, auch nicht ein Auseinanderklappen nach dem Commando, Winkel nach dem Pol, Schenkel nach dem Aequator statt, sondern eine Eigenbewegung der Kernfäden, welche aus der U- form durch die S- oder C-form in die ſ-form und schliess-

lich in die Ω-form übergehen ». Es sind Beobachtungsbruchstücke, an sich genau, aber, wie die von STRASBURGER beigefügte Belegsfigur dartut, auf einer unrichtigen Interpretation beruhend. Das war jedoch garnicht anders möglich, da sowohl STRASBURGER, wie FLEMMING, letzterer allerdings unter Beifügung eines Fragezeichens, eine neue Längsverschmelzung der gerade geteilten Tochterchromosomen annahmen und somit die Grundidee der Karyokinese damals noch nicht erkannten (1). Als dann in den beiden folgenden Jahren der wahre Zweck der Chromosomenlängsteilung entdeckt wurde, vergass man gleichsam dem « Wie » der Trennung nachzugehen, oder wenigstens doch, es lückenlos zu beschreiben, wohl deshalb weil durch die neue Anschauung eine ganze Fülle neuer Probleme über die Forscherwelt hereinbrach und gebieterisch eine möglichst baldige Lösung erheischte.

So ist es denn, wenigstens für die Urodelen, bei jenen ersten Andeutungen mehr oder weniger geblieben. Die homöotypische Anaphase der zweiten Reifungsteilung wurde gründlich erforscht und in allen Stadien lückenlos abgebildet, nicht aber, auch hier abgesehen von der Spindel, die Anaphase der somatischen Karyokinese. Wenigstens sucht man in den seither erschienenen Arbeiten umsonst nach den betreffenden Zwischenstadien. Auch JANSSENS ist in seiner an Beobachtungen so reichen Monographie über die Spermatogenese von Tritonen (2) an den hier gestellten Fragen vorübergegangen. Andere Autoren wie RABL (3), FRIEDRICH REINKE (4), TSCHASSOWNIKOW (5), u. a., beschäftigten sich mehr mit der Spindel, als mit den Chromosomen. Nur in einer Arbeit von MEVES über die « *Entwicklung*

---

(1) Vergleiche hierüber E. STRASBURGER : *Die Ontogenie der Zelle seit 1875* (in LOTSYS Progressus rei botanicae, Band I, 1906), worin der leider vor kurzem verstorbene Cytologe von Bonn gleichsam aus persönlicher Erfahrung das Ringen der ältesten Forscher schildert, um der Natur das Geheimnis der Karyokinese abzuzwingen. « Mich selbst », so schreibt STRASBURGER, « hatte der Umstand, dass ich mein Urteil besonders auf das Verhalten von Pollenmutterzellen stützte und die allgemeine Gültigkeit der Längsspaltung daher bezweifeln musste, auf unrichtigen Weg gebracht! »

Nach STRASBURGER'S Ausführungen wurde die grosse cytologische Entdeckung ziemlich gleichzeitig von HEUSER, seinem Mitarbeiter, von L. GUIGNARD und von E. VAN BENEDEN gemacht.

(2) *La spermatogénèse chez les Tritons*, La Cellule, XIX, 1901, S. 1-116.

(3) *Ueber Zellteilung*; Anatomischer Anzeiger, IV, 1889, S. 21-30.

(4) *Zellstudien*. II. Tl; Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XLIV, 1895, S. 259-284.

(5) *Zur Frage über die Centrosomen* etc.; Anatomische Hefte, XIV, 1911, 199-232. Letztere Arbeit gründet sich auf Beobachtungen an Axolotlblastomeren.

der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa – ([1]) findet sich eine Abbildung, die zwei Chromosomen in gerade begonnener Anaphase darstellt. Es ist Tafel I, Figur 11. Allein, wie ich aus dem Text S. 20 und aus der Figurenerklärung S. 75 ersehe, wollte MEVES nur die Entwicklung der Spindel in diesem Stadium zeigen, nicht aber das Auseinanderweichen der Chromosomen.

Wie bereits angedeutet, weisen die Chromosomen von *Salamandra maculosa*, wie auch von andern Urodelen, verschiedene Grössenverhältnisse auf. Ohne Mühe unterscheidet man in zahlreichen Zellen, die eine sichere Zählung erlauben, 8 kleinere und 16 grössere, zum Teil bedeutend grössere Chromosomen, wie MEVES ([2]) zuerst für *Salamandra maculosa* festgestellt hat. Ueberdies finde ich in vielen Metaphasen gerade 3 kleine Chromosomen (selten mehr), die aus der Mitte der Spindeltonne heraus Anschluss an den Spindeläquator suchen. Ob sich weitere mehr oder weniger konstante Grössenverhältnisse aufweisen lassen, will ich hier nicht untersuchen. Wichtig für die Anaphase ist allem Anschein nach ausser den angedeuteten Unterschieden nur noch die Tatsache, dass manche der längeren Chromosomen mehrfach gewundene Schenkel aufweisen.

Als Beispiele für das *erste* Auseinanderweichen der Chromosomen führe ich Abb. **9**a, b, c; **10**; **11**; **12**a, b, c; **13**a, b an. Mit Ausnahme von **12** und **13** sind diese Abbildungen sehr dünnen Hoden- oder Epithelschnittserien entnommen und mit der HEIDENHAIN'schen Lösung von Haematoxylin gefärbt und zur Verstärkung der Spindel mit Orange nachgefärbt. Abb. **12** entstammt einem Schnitt von 15 μ Dicke, der mit der HANSEN'schen Haematoxylinlösung behandelt wurde. Die Zelle zeigt eine stark ausgeprägte Spindel und vom Messer unberührte Chromosomen, mit zum Teil schon gänzlich vom einander getrennten Hälften. Nur die besten Chromosomenbeispiele wurden ausgewählt und getrennt dargestellt. Abb **13**a, b ist eine Epithelzelle aus zwei aufeinanderfolgenden Schnitten von *Amblystoma*. Nur in der ersten ist die Spindel sichtbar, in der zweiten konnte die Richtung der Zellachse festgestellt werden. Alle Abbildungen stimmen darin überein, dass die sich trennenden Hälften, wenn auch der ganzen Länge nach schon längst von einander unterschieden, zuerst am Scheitelpunkt des Knickungswinkels stärker auseinanderweichen, gerade als ob Gewalt auf sie ausgeübt würde, sei es Zug von aussen oder Druck von innen. Die Hälften

(1) Archiv für mikroskopische Anatomie und Entwicklungsgeschichte, XLVIII, 1897.
(2) Vergl. die oben citierte Schrift: *Chromosomenlangen* etc..., S. 1-83.

gleiten gleichsam mit den Winkelseiten auseinander, wobei die eine Hälfte nach oben, die andere nach unten einen Bogen beschreibt. Dabei sind die kleinen Chromosomen rasch von einander gelöst, wie z. B. das mittlere in **12**c. Die grösseren müssen oft erst das eine ihrer Enden oder beide Enden von einander befreien wie z. B. das mittlere Chromosom in Abb. **12**a, und das Axolotlpräparat **13**a.

Die zuletzt erwähnte Abbildung leitet zu dem *zweiten oder mittleren anaphasischen Stadium* über. Dies ist verhältnismässig selten und wenn vorhanden noch seltener durchsichtig genug um eine genaue Analyse zu erlauben. Abb. **14** und **15** sind klare Beispiele, die, wie ich sofort beifüge, mit andern Zellbildern im gleichen Stadium, von der Polhöhe aus gesehen vollständig übereinstimmen. Die Abbildugen stellen die beiden Hälften einer grossen Spermatogonialzelle dar aus zwei einander folgenden Schnitten von 15 μ. Das Messer hat die Aequatorialebene unter einem Winkel von etwa 30° getroffen. Nur wenige Chromosomen an den seitlichen Uebergangszonen wurden verletzt, während die übrigen in jeder Weise unberührt geblieben sind. Gerade hier hat sich die Hansen'sche Färbung aufs beste bewährt. Man zählt mindestens 19 Chromosomen (einige durch ein Sternchen angedeutet), von denen der grösste Teil das mittlere Stadium der Anaphase klar illustriert. Ueberall sieht man das eben beschriebene Auseinanderklappen oder -gleiten der Hälften, das wie es scheint sehr schnell vor sich geht. Dabei scheinen sich Knickungswinkel und Schenkellängen der einmal in die Spindel eingefügten Längshälften bis zur Ankunft am Pol gleich zu bleiben, wenigstens nachdem die Umkehr der Chromosomenhälften vollendet ist. Der Bogen, den die Beugungsstelle beim Umwenden nach oben und nach unten hin beschreibt, liegt bald zum Innern der Spindel hin, bald nach aussen. Auch ist die Geschwindigkeit des Auseinanderkehrens bei den verschiedenen Chromosomen verschieden. In jedem Fall vollzieht sich das definitive Auseinanderweichen der Chromosomenenden weit langsamer als das der Knickungswinkel. Letzteres fällt besonders bei den langen Chromosomen auf, die an ihren Enden noch etwas verschlungen sind und so, wie es scheint, zurückgehalten werden. Selbstverständlich kommt das den kleinen Chromosomen, die ein wenig vorauseilen, bei ihrer Polumlagerung zu gute. Dafür Abbildung **16** als Illustration. Zugleich mag diese Abbildung dazu dienen, das letzte Stadium der Anaphase vorzuführen.

Abb. **16** zeigt eine Epithelzelle einer Salamanderlarve, die niemals ein Mikrotommesser gesehen und zudem oben und unten mit einer schützenden

Lage überdeckt war. Die Färbung ist im vorliegenden Fall Haemalaun. Die Teilungsfigur zeigt eine grosse Regelmässigkeit, doch wurden nur die sicher analysierbaren Teile der Zelle abgebildet. Man sieht, wie zwei Chromosomenhälften ihre Enden noch umschlungen halten, während die kleinen bereits weit von einander getrennt den Pol umgeben. Die Harmonie zwischen oben und unten ist eine vollkommene. Auch in verschiedenen Zellenarten von Axolotl konnte ich das gleiche Bild beobachten, ebenso bei *Molge pyrrhogastra* wie z. B Abb. **17** zeigt. Vollständig losgelöst von einander erscheinen die Chromosomen in der Polaransicht einer grossen Spermatogonie in Anaphase, die in Abb. **18** vorliegt. Alle 24 Chromosomen sind mit voller Deutlichkeit sichtbar. Die Figur zeigt auch zum ersten Mal die 8 kleinen Chromosomen, die Meves in der Metaphase gezählt hat (1). Merkwürdigerweise sind wiederum 3 davon näher dem Pol als die übrigen, was ich auch in andern Anaphasen beobachten konnte. Die Gegenanaphase bietet dasselbe Bild, ebenfalls 8 kleine Chromosomen und 3 davon ein wenig voraus. Die Harmonie oder besser Kongruenz zwischen beiden Anaphasen ist bis auf die relative Lage der kleinen Chromosomen und der 3 vorauseilenden gewahrt. Beruht die eigentümliche Lage jener 3 kleinen Chromosomen auf Zufall ? Nur zu nahe liegt der Gedanke, dass sie mit jenen drei ähnlich gestalteten Chromosomen identisch sind, die man nicht selten zur Zeit der Metaphase im Innern der Spindeltonne findet.

Bemerkenswert ist endlich noch die Lage und Anordnung der einzelnen Chromosomen in diesem Stadium der Anaphase. Abb. **16** auch **18**, **19** und **20** zeigen, dass die Chromosomenhälften mit ihren Winkelflächen tangentiell den Spindelfasern aufliegen. Dabei steht jetzt einer mannigfachen Unter- und Uebereinanderlagerung von Chromosomen im Innern der nach oben hin sich verengenden Spindel nichts mehr im Wege. In Abb. **19** beträgt der Höhenunterschied zwischen den schwarzen und hellgrauen Chromosomen 7-8 μ. Doch nur selten wird man Chromosomen finden, deren Winkelflächen genau senkrecht auf den Spindelfasern stehen.

Eine paarige Anordnung ferner ist auch z. B. in Abb. **19**, die einer grossen Anaphase von 45 μ Durchmesser entnommen ist, nicht klar ersichtlich. In andern Anaphasen ist keine Spur davon zu finden. Es mag sein, dass stets homologe Paare unter den Chromosomen vorhanden sind, wie ja von andern anderswo tatsächlich festgestellt wurde, aber

(1) Auch in der Anaphase der ersten Reifungsteilung fanden wir 8 grosse und 4 kleine längsgeteilte Chromosomen, letztere dem Pol am nächsten.

in der äusseren Anordnung lässt sich das im vorliegenden Fall nicht erkennen. Sicher ist die Zahl der Chromosomen nicht auf 12, und auch nicht auf 48, sondern, wie FLEMMING einst getan, auf 24 anzusetzen. Denn 24 ist die kleinste Zahl individualisierter Einheiten, die beim Abschluss der somatischen Metaphase definitiv auseinander weichen. Und das bleibt wahr, auch wenn sich eine paarige Anordnung konstatieren liesse. Höchstens könnte man in letzterem Fall von 12 Chromosomenpaaren reden, nicht aber von 12 Chromosomen.

Doch hier müssen wir noch einmal auf DEHORNE zurückgreifen. Es möchte nämlich scheinen, als ob ihm noch eine Tatsache bliebe, auf die er seine Theorie und seine neue Art der Chromosomenzählung stützen könnte. BATAILLON hatte einige sehr interessante Experimente über die parthenogenetische Entwicklung von Froschlarven gemacht, indem er die Eier mit einem feinen Instrument z. B. mit einem winzigen Glasdolch punktierte. Er sandte eine vorläufige Mitteilung (¹) seiner Resultate am 18. April 1910 an die französische Akademie. DEHORNE ahmte alsbald die Experimente BATAILLONS nach, um die Chromosomenzahl der parthenogenetisch entstehenden Larven festzustellen. Zu diesem Zweck fixierte er Embryonen von 2 und 6 1/2 Tagen. Hatte er recht, dann musste die Chromosomenzahl die Hälfte der Normalzahl, also (im Sinne DEHORNE's) 6 betragen, hatte er Unrecht 12. Tatsächlich fand er 6. - Dans un cas comme dans l'autre -, so schrieb er in seiner Mitteilung von 30. Mai 1910 an die Pariser Akademie, - les noyaux renferment 6 chromosomes, le nombre réduit - (²). BATAILLON prüfte diese Angaben und fand, dass die reduzierte Zahl in *Rana fusca* 12 und nicht 6 sei! Nicht blos in den Reifeteilungen habe er das konstatieren können, sondern - l'examen des cinèses parthénogénétiques fournit des résultats concordants -. Im übrigen, so meinte BATAILLON, ohne sich auf Autoritäten berufen zu wollen, sei es doch sehr zu verwundern, dass VOM RATH, FLEMMING, CARNOY, LEBRUN einem so groben Irrtum über die Chromosomenzahl anheimgefallen wären. Das war im November 1910 (³). In einer neuen Mitteilung (⁴) an die Pariser Akademie

(¹) *L'embryogénèse complete provoquée chez les Amphibiens, par piqûre de l'œuf vierge..*; Comptes rendus des séances de l'Acadèmie des Sciences, CL, S. 996, 18. April 1910.

(²) *Le nombre des chromosomes chez les Batraciens et chez les larves parthénogénétiques de Grenouille*; C. r., CL, S. 1452 (30. Mai 1910).

(³) *Le problème de la fécondation circonscrit par l'imprégnation sans amphimixie et la parthénogénèse traumatique*. Archives de zoologie expérimentale, XLVI, S. 108 (Nov. 1910).

(⁴) *Sur le nombre des chromosomes dans les larves parthénogénétiques de Grenouille*; C. r., CLI, S. 1123 (24. April 1911).

vom 24. April 1911 erklärt Dehorne seine früheren Angaben « d'une facon plus détaillée », nämlich die Zahl der Schleifen sei tatsächlich 12, aber « *elles sont groupées selon 6 paires* ».. *(!)* was man verhältnismässig leicht erkennen könne und was zugleich sehr beachtenswert wäre. Auch wiesen die Schleifen Anzeichen von Längsteilung auf... Dann folgt aufs neue die Geschichte von den 2 Aequatorialkronen... Kurz, nach den obigen Ausführungen kann es nicht zweifelhaft sein, was von dem Argument Dehorne's zu halten ist. Man begreift auch, warum Brachet, der selbst der Frage nach der Chromosomenzahl in parthenogenetisch entwickelten Larven sorgfältig nachgeht, kurz feststellt: « Dehorne, lui, *par une erreur certaine* et que je ne m'explique pas, réduit à 12 le nombre normal chez la grenouille et n'en trouve que 6 dans les larves parthénogénétiques » ([1]).

Aus der vorliegenden Untersuchung ergeben sich *folgende Schlussfolgerungen* :

1. Die chromatischen Elemente der Metaphase weisen vielfältige *Unterschiede* auf, auch was ihre relative Lage angeht. Aber stets — und das ist die *einigende Tendenz* — liegen die Scheitelpunkte *sämtlicher 24 Schleifenwinkel nebeneinander* auf der gleichen Aequatorlinie der Spindel, die allerdings ein wenig wellenförmig verlaufen kann. Die *Winkel* selbst sind stets dem Spindeläquator zugekehrt, und stehen senkrecht auf der Spindelachse, in beiden Fällen gleichgültig, ob sie im Innern der Spindel liegen oder draussen. Von einer Uebereinanderlagerung von Chromosomenpaaren kann in keinem Augenblick der Metaphase die Rede sein, am wenigsten im Augenblick des Auseinanderweichens.

2. *Nicht blos als indirekte Folgerung*, sondern *als evident demonstrierte Wahrheit*, muss die *Tatsache* angesehen werden, dass es die Längshälften der 24 nebeneinander gelagerten Chromosomen der Metaphase sind, die in der *unmittelbar* folgenden Anaphase auseinanderweichen und auf die beiden Tochterkerne übertragen werden. Dehorne's Theorie steht somit in *unlösbarem Widerspruch* mit den Tatsachen. Ueberdies ist eine *paarige Anordnung* homologer Chromosomen weder für die Metaphase noch für die Anaphase wirklich bewiesen.

3. Die *Anaphase* selbst zerfällt in *drei Stadien*, die im einzelnen beschrieben werden. *Die Stadien selbst sind* : (a) das *erste Auseinanderwei-*

([1]) *Études sur les localisations germinales et leur potentialité réelle dans l'œuf parthénogénétique de Rana fusca;* Archives de Biologie, T. XVI, S. 362.

chen der Längshälften am Scheitelpunkt der Knickungswinkel; b) die *vollendete Umkehr* der im Bogen auseinanderweichenden Schleifenwinkel bis zur letzten Berührung der sich trennenden Hälften; c) das *Wandern der Schleifen zum Pol nach ihrer vollen Loslösung von einander.* Darnach folgt sofort die enge Polumdrängung, die GRÉGOIRE als « tassement polaire » bezeichnet hat. Auch in der Anaphase sind 8 kleine und 16 zum Teil bedeutend grössere Chromosomen unterscheidbar. Für beide gilt die dargebotene Einteilung; nur gehen die drei Stadien in den kleinen sehr rasch ineinander über, während sie in den grossen klar markierte Etappen darstellen.

Vorläufig abschliessend bleibt mir nur noch die angenehme Pflicht Professor V. GRÉGOIRE für sein nimmermüdes Interesse, mit der er diese kleine Untersuchung mannigfach gefördert hat, auch an dieser Stelle meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

ZU DEN ABBILDUNGEN

(TAFEL I UND II.)

Sämtliche Abbildungen wurden mit Hülfe der ABBE*schen Zeichenkammer von* ZEISS *auf dem kleinen Zeichenbrett derselben Firma entworfen. Als Linsensystem diente für* ABB. **3.** ZEISS' *Trockenapochromat* 3 *mm. und komp. O.* 12; *für alle übrigen Abbildungen* ZIESS *apochr. homog. Imm.* 2 *mm. (num. Ap.* 1.30) *und komp. O.* 12.

ABB. **1-8.** Metaphasen.

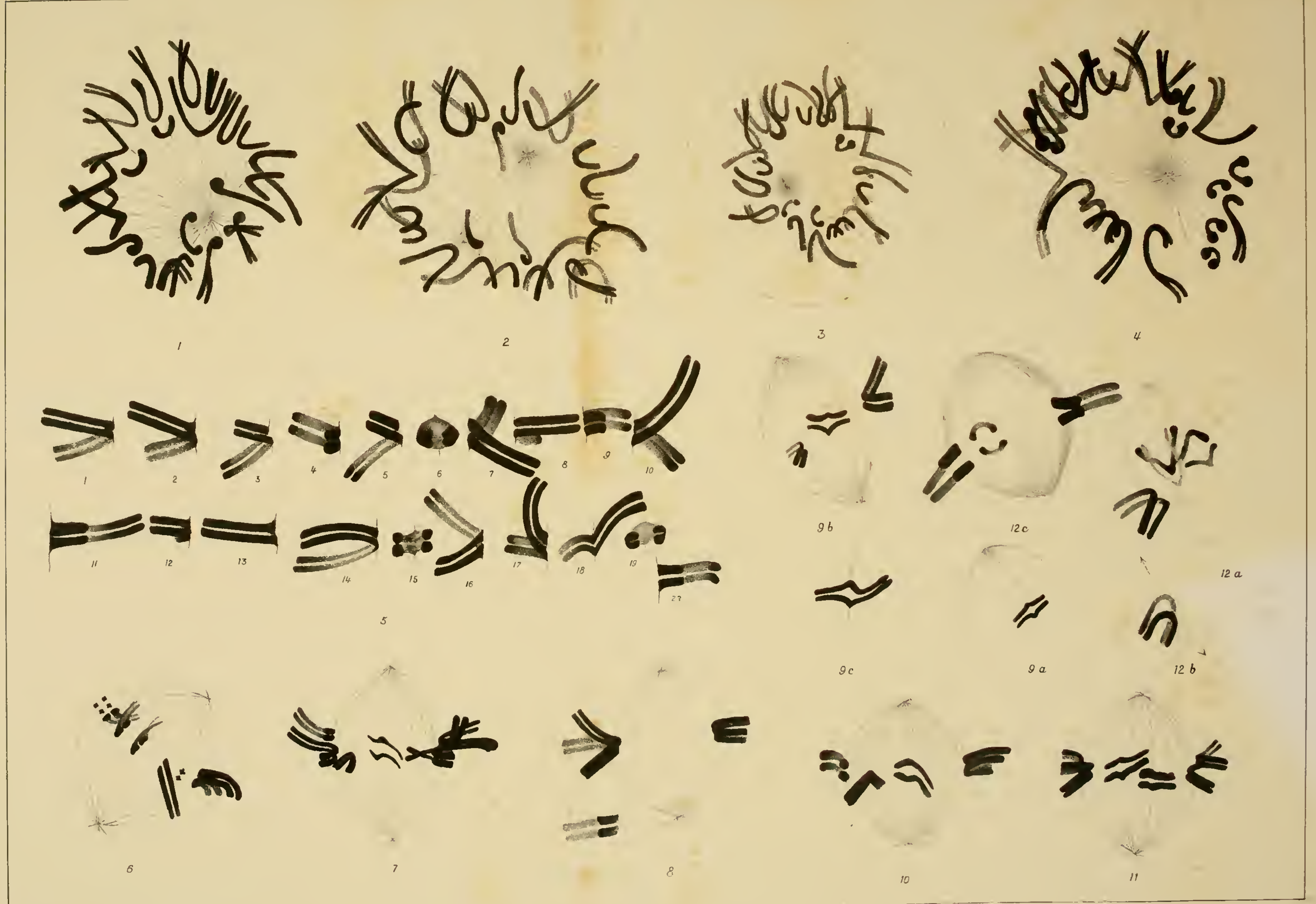
ABB. **9-13.** Anfang von Anaphasen.

ABB. **14-17.** Mittleres anaphasisches Stadium.

ABB. **18-20.** Vollendete Anaphasen.

ABB. **21-22.** Ergänzende Metaphasen.

Alle übrigen Angaben finden sich in der Arbeit selbst.



H Muckermann ad nat. del.

Imp. F. Giele. Louvain

J. Singelée lith. Bruxelles.



H. Muckermann ad nat del   Imp. Giele, Louvain   J. Singelée, lith. Bruxelles.

Le nombre des chromosomes dans la spermatogénèse

DES POLYTRICHUM

PAR

le Dr R. VANDENDRIES.

(Mémoire déposé le 1er juillet 1912.)

Le nombre des chromosomes dans la spermatogénèse

DES POLYTRICHUM.

La spermatogénèse des Polytrics a fait l'objet de recherches publiées en 1907 par M. et Mme DOCTERS VAN LEEUWEN [1].

Il résulte de leur mémoire que, dans le genre *Polytrichum*, la spermatogénèse serait caractérisée par une double réduction produisant des anthérozoïdes à $\frac{n}{4}$ chromosomes.

Le nombre diploïdique de 12 chromosomes se retrouve dans les cellules du sporophyte. La réduction sporocytaire amène la formation de spores à 6 chromosomes, donnant un gamétophyte haploïdique. Ensuite une seconde réduction, se réalisant dans la gamétogénèse, donnerait des anthérozoïdes à trois chromosomes.

Cette interprétation des DOCTERS VAN LEEUWEN a paru étrange à beaucoup d'auteurs [2]; il est certain qu'elle constituerait une anomalie sans analogue.

Quoique les auteurs hollandais eussent donné, de cette exception, une explication plausible en découvrant une réduction identique dans la gamétogénèse femelle, ensuite le rétablissement du nombre haploïdique dans l'oosphère par sa conjugaison avec le noyau de la cellule ventrale de canal, enfin la fécondation à l'aide de deux spermatozoïdes doublement réduits, néanmoins nous avons voulu contrôler cette spermatogénèse réductrice et déterminer, si possible, la nature exacte des phénomènes.

[1] *Ueber eine zweifache Reduktion* etc; Recueil des Travaux botaniques néerlandais, vol. IV, 1907.

[2] M. WILSON (*Spermatogenesis in Bryophyta;* Ann. of. Bot., 1911) et E. et E. MARCHAL (*Aposporie et sexualité chez les Mousses*, III; Bull. Acad. Roy. Belg., 1911) ont déjà rejeté, pour le *Mnium hornum* (type et forme *bivalens*), l'interprétation des VAN LEEUWEN. Ceux-ci avaient, en 1908, étendu leur description à une espèce non déterminée de *Mnium* (Ber. d. deutsch. Bot. Gesells.).

Malgré de minutieuses investigations, nous n'avons pu trouver dans les cinèses anthéridiennes, aucune trace de réduction et les multiples divisions observées nous ont montré, sans exception, les caractères de cinèses somatiques ordinaires dépourvues de tout indice réductionnel. Nos recherches ont porté sur les espèces *P. piliferum*, *P. commune*, *P. juniperinum*.

Il fallait, au préalable, vérifier le nombre de chromosomes dans le *sporogone*. Les cellules de la zone sporogène contiennent 12 chromosomes comme le montrent les FIG. 1 et 2, empruntées à une coupe de jeune capsule de *P. piliferum*. Ces résultats confirment ceux des VAN LEEUWEN dans la même plante (¹). WILSON dans le *Mnium*, et E. et E. MARCHAL pour diverses espèces, ont abouti à la même conclusion.


Fig. 1.


Fig. 2

Nous nous plaisons à reconnaître aussi l'exactitude des observations des auteurs néerlandais au sujet des dimensions différentes que montrent les chromosomes. Nous avons, d'autre part, fidèlement reproduit dans la FIG. 2 les corpuscules interprétés par eux comme des centrosomes. Nous réservons notre appréciation sur la nature de ces corpuscules chromatophiles pour un prochain mémoire qui traitera de la sporogénèse dans quelques mousses.

Dans les éléments cellulaires des jeunes anthéridies les auteurs hollandais comptent 6 chromosomes (fig. 21 à 25 de leur mémoire).

Bien qu'insistant sur l'inégalité de longueur des chromosomes, ils n'indiquent aucun détail particulier qui caractériserait ces cinèses.

Nous confirmons volontiers l'existence, dans les cellules de l anthéridie, de chromosomes d'inégale longueur et notre FIG. 3 *(P. piliferum)*, qui se rapporte à une cellule de jeune anthéridie, en prophase, montre aussi 6 chromosomes de taille différente. La constance du nombre 6 y est absolue et nous allons le retrouver fidèlement jusqu'aux cinèses finales.


Fig. 3.

Il semble que l'expression « gewöhnliche Teilungen » appliquée à ces jeunes mitoses, doive être interprétée dans le mémoire des auteurs hollandais comme une reconnaissance de leur caractère nettement somatique. Telle est aussi notre opinion.

(¹) Toutes nos figures ont été dessinées à la chambre claire de ABBE. Optique : obj. WINKEL, syst. Fluorit, Immersion homogène. Ap : 1,30, Ocul. 6 compensateur.

A ce premier stade succéderait un nouveau processus caractérisé par un arrangement des six chromosomes en trois paires et un changement d'aspect de ces éléments qui, de lisses et réguliers, s'aminciraient et prendraient une forme bosselée.

Nous avouons que ces aspects ne nous sont pas apparus et que jusqu'à la dernière cinèse exclusivement, les chromosomes paraissent conserver les caractères qui leur étaient propres dans les jeunes cellules anthéridiennes.


Fig. 4.


Fig. 5.


Fig. 6.


Fig. 7.

Considérons d'abord les cinèses « transitoires ». Notre FIG. 4 est empruntée à une anthéridie relativement âgée de *P. piliferum;* elle montre 6 chromosomes en télophase; les formes sont typiques : des V à deux branches inégales, ou des bâtonnets allongés avec crochet terminal d'insertion. Il nous fut toujours possible, même dans les anaphases de cette période moyenne, de compter les six chromosomes, et les stades reproduits par les auteurs hollandais, fig. 30 et fig. 31, nous échappent malgré de minutieuses recherches.

Peut-être certaines apparences de conjugaison pourraient-elles être dues au fait que les chromosomes chevauchent les uns sur les autres dans un espace très restreint; l'analyse de ces figures est difficile et les chromosomes, blottis et entassés à la métaphase, se recouvrent d'ordinaire dans une même coupe. Une manipulation prudente de la vis micrométrique nous révèle, dans des plans différents, six chromosomes non divisés. Nous en avons dessiné cinq dans la FIG. 5, le sixième, non reproduit, se retrouve dans la profondeur de la même coupe. Nous n'avons jamais observé une insertion métaphasique où de larges espaces libres isoleraient trois paires de chromosomes conjugués.

Venons-en maintenant à ce qui concerne la dernière cinèse.

Nous reconnaissons, avec M. et Mme DOCTERS VAN LEEUWEN, que dans une même anthéridie apparaissent à la fois des cinèses somatiques ordinaires de jeunes éléments, confinés dans la moitié inférieure de l'organe, plus haut des cinèses transitoires ou moyennes, dans l'étage supérieur, des divisions finales productrices de gamétocytes, enfin ces derniers éléments

eux-mêmes. Dans toutes les anthéridies à ce stade de développement se retrouve une évolution pareille. Les gamétocytes naissent d'éléments cellulaires plus arrondis, déjà partiellement détachés et de dimensions plus restreintes que celles des générations antérieures.



Fig. 8.

La dernière cinèse, ainsi caractérisée et intercalée, suivant les Van Leeuwen, entre les éléments de la génération précédente et les gamétocytes ultimes, ne peut donc échapper à une observation minutieuse. Nous avons la certitude de l'avoir retrouvée sans confusion possible, en nous basant pour la repérer sur les données exactes des auteurs hollandais.

Elle constitue le point essentiellement litigieux. Les chromosomes s'y présentent plus trapus, légèrement bosselés, et moins différenciés de taille. Nous les reproduisons dans les fig. **6** et **7**, qui représentent la métaphase finale, vue du pôle, dans *P. juniperinum*.

Nous trouvons, touchant cette dernière cinèse, une regrettable confusion dans le mémoire des Van Leeuwen. Leur fig. 26, attribuée, pages 10 et 38, à une jeune cellule, est rapportée, page 20, à la dernière cinèse. Cette erreur accroit en nous l'impression d'imprécision que nous laisse la lecture des descriptions des cinèses transitoires.

Les stades représentés dans les fig. *33*, *34*, *35*, *36* et *37* des auteurs néerlandais font totalement défaut dans nos préparations et nous avouons ne pas comprendre ni le changement brusque d'un fuseau assez fourni en un faisceau de trois filaments polaires donnant l'impression d'une télophase schématisée, ni l'étrange métamorphose de chromosomes trapus en éléments grêles, symétriques entre eux comme sont un objet et son image derrière un miroir équatorial. Bien au contraire, ce stade nous donne des métaphases somatiques à éléments couchés dans les deux sens sur un fuseau irrégulier, fig. **8**, fig. **9**, *P. juniperinum*; des télophases dont les six éléments chromosomiques en crochets rappellent ceux des jeunes cinèses, fig. **10**, même espèce; des anaphases, en vue polaire, avec six chromosomes confluents, fig. **11**, *P. junip.*



Fig. 9.



Fig. 10



Fig. 11.

La singularité des figures si caractéristiques signalées par les Van Leeuwen, d'autre part leur absence totale dans nos préparations, nous interdisaient de con-

clure prématurément. Aurions-nous, desservi par les caprices du hasard, omis ou négligé le stade litigieux?

Nous ne le croyons pas et nous en référons aux raisons déjà énumérées. Si l'on nous objecte que c'est, peut-être, ici « affaire de patience », nous pouvons répondre que nos coupes sériées d'une centaine de fleurs mâles présentent, toutes, les stades évolutifs, à partir des premières initiales jusqu'aux anthérozoïdes mûrs. La cinèse réductrice ne pouvait donc nous échapper. D'ailleurs, rappellons à ce sujet que, dans toutes nos préparations, les jeunes gamétocytes voisinent dans une même anthéridie avec les cellules que nous estimons être leurs génératrices.

Les cinèses successives qui donnent naissance aux anthérozoïdes sont donc toutes de même valeur : elles comportent toutes le nombre haploïde, c'est-à-dire six, et c'est ce nombre de chromosomes que reçoit chaque anthérozoïde [1].

Nous remercions vivement M. le Professeur Grégoire, qui a bien voulu vérifier nos préparations.

---

[1] La rédaction de cette note était terminée lorsque nous avons eu connaissance du beau mémoire de Allen (*Cell Structure, Growth and Division in the Antheridia of Polytrichum juniperinum*; Arch f. Zellf., VIII, 1). L'auteur rejette, lui aussi, la double réduction des Docters Van Leeuwen.

La structure des chromosomes et du noyau au repos

CHEZ PARIS QUADRIFOLIA

PAR

Arthur BOLLES LEE.

(Mémoire déposé le 24 juillet 1912.)

LA STRUCTURE DES CHROMOSOMES ET DU NOYAU AU REPOS

CHEZ PARIS QUADRIFOLIA.

Pendant de longues années nos connaissances de la structure du noyau - au repos - sont démeurées en arrière de nos connaissances acquises de la structure du noyau en division. Cependant depuis quelque temps il semble qu'on voit poindre la possibilité d'y voir plus clair.

Rappelons en peu de mots les notions les plus importantes qui ont été admises à ce sujet.

Pour FLEMMING l'élément nucléinien au repos consistait en un réseau *(Netzwerk)* ou charpente en treillis *(Balkenwerk)*, formé de fils branchus *(veraestelt)* croisés et soudés aux points de croisement. Il concevait cela apparemment comme un assemblage de pièces *(Balken)*, et non comme une disposition très compliquée d'un fil unique. Mais il admettait — apparemment — qu'au début de la division il se débrouillait de ce réseau un filament unique continu, le spirème prophasique.

A cela CARNOY opposa la notion d'un peloton très serré fait d'un cordon continu unique, se croisant souvent et dans quelques noyaux montrant des soudures aux points de croisement. C'était en somme admettre que le spirème prophasique de FLEMMING se reformait à la télophase et persistait sous une forme allongée et atténuée pendant tout le stade de repos.

D'autres observateurs (RABL, BOVERI) ont admis que les chromosomes télophasiques ne se soudent pas en un spirème continu, ni ne se détruisent non plus pour fournir les matériaux pour l'édification de la charpente nucléaire de FLEMMING, mais persistent, tout en s'agençant en une sorte de réseau par un bourgeonnement latéral. Ils ont donc défendu la thèse d'une persistance autonome des chromosomes pendant le repos.

En 1901 on voit surgir une notion qui n'est ni celle de la formation d'un réseau à la manière de FLEMMING, ni tout à fait celle d'une persistance

des chromosomes tels quels, de la télophase jusqu'à la prophase, mais plutôt celle d'une néo-génèse de chromosomes à la télophase. Cette notion date de JANSSENS qui, dans son travail sur *La spermatogénèse chez les Tritons* (1), décrit la formation dans les chromosomes télophasiques des spermatogonies d'un filament appliqué contre la partie interne de la membrane du boyau nucléinien, et y décrivant des spirales, et allant de côté et d'autre, et prenant la forme de L, de Z et de S. Ces filaments naîtraient donc par voie d'*endogénèse* dans les chromosomes télophasiques. Ils persisteraient sous une forme pelotonnée jusqu'à la prophase. Ils deviendraient les chromosomes de la prophase; mais ces chromosomes ne seraient pas entièrement ceux de la télophase, mais leurs descendants, formés par un processus d'endogénèse.

Cette idée d'endogénèse des chromosomes a été développée plus tard, avec quelques modifications de détail, par BONNEVIE (2). Elle a cru voir que les chromosomes à la télophase se tordent fortement sur leur axe; que cette torsion donne lieu à la formation, à la surface du chromosome, d'une arête chromatique contournée en spirale; et que cette arête en spirale devient, après s'être séparée du reste de la substance du chromosome, un chromosome-fille. BONNEVIE appelle (p. 508) les filaments ainsi formés une « nouvelle génération de chromosomes ».

Une doctrine récente de DEHORNE (3) confine à celles de JANSSENS et de BONNEVIE en admettant la formation à la télophase de longs filaments chromosomiques en spirale, qui persistent pendant le stade de repos. Mais DEHORNE ne paraît pas concevoir cette formation comme un processus endogénétique, mais comme une transformation intégrale des chromosomes. Il admet que chaque chromosome se transforme en *deux* bandes spiralées, tournant autour d'une cavité centrale. Ces bandes peuvent, pendant les phases suivantes, se subdiviser; de sorte que le noyau au repos consisterait en un assemblage de paires de chromosomes subdivisés, ou, si l'on veut, de groupes quaternes de « moitiés secondaires » de chromosomes.

(1) JANSSENS : La Cellule, t. XIX, 1901, p. 59.

(2) BONNEVIE : *Chromosomenstudien*, I; Arch. f. Zellforschung, I, 1908, surtout pp. 471, 473, 477, 479, 494, 509.

(3) DEHORNE : *Recherches sur la division de la cellule*, I; Arch. f. Zellforschung, VI, 1911, p. 611.

Grégoire & Wygaerts en 1903 (1) et Grégoire en 1906 (1) ont énoncé une théorie qui diffère d'une façon radicale de toutes celles que nous venons d'esquisser. Ils n'admettent pas que le noyau au repos serait constitué par un assemblage de chromosomes très longs, minces et spiralés. Ils admettent qu'il est constitué par un assemblage de chromosomes plutôt courts, et abondamment creusés d'alvéoles qui s'y forment à la télophase (ou avant). Ces alvéoles, creusant irrégulièrement les chromosomes, les réduiraient à l'état de réseaux de nucléine, en forme de bandes. Ces bandes seraient réunies entre elles par des « anastomoses » latérales formées par un étirement de leur substance produit par une détente des noyaux survenant après le tassement polaire des chromosomes; et de cette façon le noyau deviendrait un réseau de réseaux. (2)

Pendant longtemps j'ai partagé la manière de voir de Carnoy mentionnée plus haut. Mais peu à peu il m'est venu des doutes concernant la supposée continuité du filament nucléinien, tant aux prophases qu'aux télophases et au repos. J'ai donc décidé d'étudier cette question d'une façon approfondie sur un objet favorable. Les noyaux des grains de pollen de la *Paris quadrifolia* m'ont paru offrir les conditions requises pour une telle étude : car ils montrent des spirèmes prophasiques très beaux, d'une netteté remarquable, et à première vue entièrement continus. En examinant ces noyaux, j'ai constaté en outre qu'ils fournissent des images remarquablement nettes de l'élément nucléinien non seulement au stade de spirème prophasique, mais aussi à tous les stades de la division et du repos. Et ayant trouvé que ces stades montrent des images très nettes tantôt de chromosomes alvéolisés et tantôt de chromosomes allongés et spiralés, j'ai pensé que l'étude en permettrait peut-être de décider de la part de vérité que pourraient contenir l'une et l'autre des théories opposées de l'alvéolisation et de la spiralisation de l'élément nucléinien, aussi bien que la théorie de son agencement en un spirème continu.

Les noyaux dont il s'agit sont ceux qui ont été produits par la cinèse homéotypique, et qui fournissent par leur division les deux noyaux

(1) Grégoire & Wygaerts : *La reconstitution du noyau et la formation des chromosomes;* La Cellule, XXI, p. 7. — Grégoire : *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division;* La Cellule, XXIII, p. 311.

(2) Je sais bien que d'autres auteurs, avant Grégoire et Wygaerts, ont décrit des alvéolisations de chromosomes Mais je n'ai cru devoir tenir compte ici que de ceux qui en ont fait la base d'une théorie du noyau au repos.

primaires, le noyau végétatif et le noyau anthéridial, du grain de pollen [1]. On sait par une observation de Berghs [2] que les noyaux maturatifs de la *Paris quadrifolia* ne sont pas un objet favorable pour l'étude de l'élément nucléinien. Leurs chromosomes paraissent être très visqueux, et en conséquence ont un aspect lourd et empâté et se colorent d'une façon confuse, et donnent difficilement des images nettes. Mais il n'en est pas ainsi des noyaux post-maturatifs. Ceux-ci possèdent un élément nucléinien qui montre constamment une netteté remarquable, et donne des différentiations très précises par l'hématoxyline ferrique. Et comme ils ne possèdent qu'un seul nucléole, et aucun autre élément figuré quelconque en dehors de l'élément nucléinien — ni réticulum caryoplasmique ni granulations caryoplasmiques, — ils peuvent fournir des images relativement faciles à interpréter, même dans les stades les plus difficiles à analyser. En outre, les grains de pollen de cette plante ont des membranes exceptionnellement minces (comme on le voit par la FIG. **34**), ce qui facilite beaucoup la pénétration des réactifs.

Les fleurs de la Parisette sont portées sur une tige qui part d'une souche rampante souterraine. Les étapes pré-synaptiques se trouvent aux premiers jours du printemps, dans des anthères longues de 2 mm environ, portées sur des boutons encore souterrains. Les étapes maturatives se trouvent un peu plus tard, le plus abondamment dans des anthères longues de 3 mm. environ, portées sur des boutons encore souterrains ou à peine sortis de terre. Les étapes post-maturatives — donc celles qui nous concernent principalement — se trouvent dans des anthères de 3 à 4 mm. dans des boutons portés sur une tige déjà allongée de 5 à 10 centimètres hors de terre.

Le matériel a été fixé tantôt par le mélange Carnoy-Lebrun, tantôt par le formol picrique de Bouin, tantôt par le formol picro-platinique de

(1) Je rappelle dans l'intérêt de mes confrères zoologistes que chez les phanérogames la cinèse homéotypique ne fournit pas, comme chez les animaux, des gamètes ou cellules capables d'entrer en conjugaison sexuelle. Elle fournit des cellules appelées spores, qui ne produisent des gamètes qu'après au moins une division, en général deux pour les éléments mâles et encore plus pour les éléments femelles. Ces divisions forment une génération alternante dite gamétophytique, ou post-méiotique, ou haploïdique. Comme l'indiquent ces deux derniers noms, les noyaux de cette génération ont pour l'étude l'avantage de ne posséder que le nombre réduit de chromosomes, tout en se comportant à la cinèse sous tous les autres rapports comme des noyaux somatiques. J'appellerai ici cette génération la *post*-maturative, pour ne rien préjuger sur la question de savoir si les homéocytes, et même les hétérocytes, ne devraient pas être compris dans la génération haploïdique.

(2) Berghs : *Le fuseau hétérotypique de Paris quadrifolia*; La Cellule, XXII, 1. pp. 203, 204.

Bouin. C'est peut-être le premier de ces réactifs qui a donné le plus constamment de bons résultats. Les mélanges osmiques, tels que le liquide de Flemming, m'ont paru *a priori* être contre-indiqués, à cause de leur faible puissance de pénétration.

Les anthères ont toujours été ouvertes, au moins par une incision à l'une de leurs extrémités. Il est vrai que de cette façon, du moment que les grains de pollen se sont formés, on en perd la moitié : mais du moins ceux qui restent ont une bonne chance d'être bien fixés ; et il en reste toujours assez.

La coloration a été faite presque toujours par l'hématoxyline ferrique. Pour l'étude des alvéoles il faut pousser la différentiation très loin, souvent jusqu'à ce que dans les noyaux somatiques avoisinants il ne reste plus que les nucléoles de coloré. Il vaut mieux viser à la coloration bleue qu'à la verte. Il peut être bon de décolorer entièrement, puis remettre pour trois quarts d'heure dans l'hématoxyline et différentier de nouveau. Il faut faire au moins trois séries de colorations : une très faible pour les chromosomes maturatifs et les alvéoles, une moyenne pour les spirophases de la première génération [1], et une très forte pour les noyaux végétatifs.

1. Les chromosomes maturatifs.

Nous commencerons notre étude des noyaux post-maturatifs par la télophase homéotypique. Mais auparavant il convient de dire deux mots des chromosomes des deux divisions antérieures. Voici pourquoi. Nous allons voir que les chromosomes de la télophase homéotypique sont alvéolisés. Or il est important d'établir si l'alvéolisation que montrent ces chromosomes se produit au moment même de la télophase, ou si elle date de plus loin.

Cette question s'est montrée assez difficile à résoudre, à cause de la mauvaise colorabilité des chromosomes maturatifs mentionnée plus haut. Cependant, à force de patience, je suis arrivé à établir les faits suivants. Les chromosomes homéotypiques sont certainement, et quelquefois très nettement, alvéolisés dès l'anaphase, fig. 6. Ils montrent une rangée cen-

---

[1] C'est-à-dire de la première génération cellulaire après la cinèse homéotypique. Il peut paraître embarrassant de parler des « générations » cellulaires de « la génération » gamétophytique ou post-maturative : mais je ne vois pas de moyen d'éviter ces expressions.

trale d'alvéoles, assez grosses, des deux types principaux que nous rencontrerons dans les chromosomes prophasiques de la génération suivante, à savoir, des alvéoles sphériques et des alvéoles plus ou moins cylindriques. C'est ce dernier type qui prédomine dans la FIG. 6, qui est très typique. Comme on le voit, ces alvéoles sont très nombreuses, et, n'étant séparées les unes des autres que par des bandes très minces de la substance fondamentale du chromosome, il en résulte que les chromosomes ont revêtu un aspect nettement scalariforme.

Mais déjà à la métaphase les chromosomes montrent un aspect semblable. Les FIG. 4 et 5 montrent deux chromosomes divisés, pris dans deux couronnes équatoriales homéotypiques. Dans la FIG. 5 les deux schizomites, superposés sur le fuseau, sont encore réunis par une lame d'alvéoles minces; et chacun d'eux porte une série centrale d'alvéoles assez grosses. Il en est de même pour la FIG. 4, si ce n'est qu'ici la lame unissante n'est pas visible, l'un des schizomites chevauchant un peu sur l'autre.

Les dimensions relativement considérables de ces alvéoles fait penser qu'elles représentent un état assez avancé d'alvéolisation. Et il n'y a pas de doute qu'il n'en soit ainsi. Je n'ai pas pu trouver d'images bien nettes d'alvéoles dans les prophases homéotypiques; mais j'en ai trouvé d'indubitables dans l'intercinèse, ainsi que le montrent les FIG. 2 et 3. La FIG. 2 représente une calotte très mince (¹) d'un noyau en intercinèse, et même à un stade peu avancé de l'intercinèse, la membrane nucléaire n'étant pas encore bien établie sur toute la surface du noyau. On remarquera dans ces deux figures une série centrale d'alvéoles. Ces alvéoles diffèrent de celles que nous venons de considérer en plusieurs points. Elles sont plus petites, ne mesurant que 0.4 micron ou même moins, en diamètre, alors que celles de la prophase et de l'anaphase homéotypiques mesurent 0.5 micron ou plus en diamètre. Elles sont toutes du type sphérique. Elles sont beaucoup moins nombreuses que dans les phases suivantes, et par conséquent beaucoup plus espacées, de sorte que, ici, l'aspect scalariforme fait défaut entièrement. (Le chromosome d'en haut de la FIG. 2 montre à gauche apparemment une double rangée d'alvéoles; et il en est de même du chromosome de droite, en bas.)

(¹) On ne peut observer ces phénomènes que sur des coupes assez minces pour ne contenir qu'une seule couche de chromosomes. Car du moment qu'un chromosome est recouvert par un autre, ou superposé à un autre, l'analyse en devient trop douteuse.

De semblables alvéoles existent certainement dans les chromosomes de l'anaphase hétérotypique; mais je n'ai pas pu en trouver montrant des images assez nettes pour m'autoriser à les dessiner. Mais dans des métaphases hétérotypiques j'en ai trouvé, quoique avec la plus grande peine. La FIG. 1 représente une dyade hétérotypique à la fin de la métaphase, les deux gamomites se tenant encore par un bout. Les deux montrent — celui d'en bas nettement, celui d'en haut très vaguement, mais certainement — une série centrale d'alvéoles. Comme pour les chromosomes de l'intercinèse, ces alvéoles sont toutes du type sphérique, très petites, très peu nombreuses, et très espacées.

L'alvéolisation remonte-t-elle encore plus haut? En trouve-t-on dans les prophases hétérotypiques? J'ai essayé de le savoir, avec un résultat entièrement négatif. Jusqu'au stade de la FIG. 1 j'ai toujours trouvé les chromosomes selon toutes les apparences entièrement homogènes. Et puisque j'ai obtenu ce résultat aussi bien dans les mêmes préparations que celles qui m'ont montré des alvéoles très nettes dans les intercinèses et dans les chromosomes homéotypiques, que dans d'autres faites par d'autres procédés, je ne puis que conclure, jusqu'à nouvel ordre, que l'alvéolisation ne remonte pas plus haut.

Je pense donc que l'alvéolisation date en règle générale de l'intercinèse, et peut-être seulement par exception de la métaphase hétérotypique. Ce résultat m'a surpris d'abord. Mais il est une considération qui peut le faire paraitre très naturel. Nous verrons plus loin que dans les noyaux de la génération post-maturative les chromosomes commencent à s'alvéoliser au moment où ils sortent du stade de « repos » pour s'agencer en spirème prophasique. L'alvéolisation serait donc, pour ces cellules, un processus *prophasique*, préludant à la division des chromosomes. Mais les éléments de la cinèse hétérotypique ne sont pas des éléments pour lesquels une division est imminente. Ce sont des gamomites qui subiront une dissociation à l'équateur de la cinèse I, mais ne subiront de division qu'à la cinèse II. De sorte qu'il n'est pas étonnant qu'ils ne montrent pas déjà aux prophases de la cinèse I les prodromes d'une division future aussi éloignée.

2. La télophase homéotypique.

Les FIG. **7** et **8** sont des représentations fidèles de l'aspect des noyaux en télophase au moment de l'établissement de la membrane nucléaire.

La FIG. 8 représente un stade un peu plus avancé que la FIG. 7, ce que l'on reconnaît facilement à ce que ses noyaux sont plus largement dilatés. Dans l'une et l'autre des figures la membrane nucléaire est déjà assez robuste sur les faces polaires des noyaux, faible ou pas encore formée sur les faces antipolaires.

Les chromosomes ont une épaisseur de 1 μ à 1,5 μ, ce qui est une épaisseur sensiblement la même que celle des chromosomes d'anaphases voisines de la même coupe, FIG. 6. Ils sont disposés pour la plupart selon des méridiens du noyau, les sommets vers le pôle, les bouts vers l'équateur. A un examen attentif on constate avec une certitude très grande que leurs extrémités sont toujours libres, et n'offrent même pas l'apparence d'une tendance à se rapprocher entre eux de façon à les fusionner en un cordon continu [1]. Je reconnais que dans d'autres objets on observe de semblables apparences peut-être illusoires; mais ici l'apparence même d'une fusion fait défaut. On ne peut que conclure que, ici au moins, il ne se forme point de spirème télophasique continu. Et en somme ces noyaux ne diffèrent guère des couronnes polaires de l'anaphase avancée qu'en ce que les chromosomes ont échangé leur forme de V à sommet aigu contre une forme d'anse plus ouverte et sinueuse (souvent beaucoup plus sinueuse que ne le montrent les figures); et en ce que les extrémités des chromosomes sont le plus souvent incurvées vers l'axe du noyau, comme si elles y étaient refoulées par une pression centripète exercée par le cytoplasme ambiant.

Les chromosomes sont vaguement, mais certainement *alvéolisés*. Ils montrent, comme disposition typique, une série centrale d'alvéoles sphériques ou ovales. On croit souvent voir deux séries de ces alvéoles, mais je crois que cela est dû surtout à un alignement un peu irrégulier, un peu en zig-zag, d'une seule série centrale. Elles sont un peu plus grandes au stade de la FIG. 8, qu'au stade moins avancé de la FIG. 7. Il faut dire du reste que — en conséquence de la colorabilité imparfaite de l'élément nucléinien mentionnée plus haut, qui persiste en une grande mesure jusqu'à ce stade — elles ont des contours moins nets et sont plus difficiles à étudier que celles des chromosomes de la cinèse suivante.

Malgré la netteté imparfaite des images, il est entièrement certain que le noyau à ce stade est composé de chromosomes alvéolisés, comme l'ont

(1) Ce fait est encore plus évident dans les télophases hétérotypiques.

décrit Grégoire et Wygaerts. Il est également certain que les chromosomes à ce stade ne montrent pas trace de la formation d'une fibre chromatique spiralée endogène, comme l'a décrit Bonnevie pour l'*Allium*. Et il est également certain qu'ils ne montrent pas trace de la formation de deux filaments spirales enlacés, comme l'a décrit Dehorne pour l'*Allium* et d'autres objets.

Les chromosomes ainsi constitués sont assez abondamment reliés entre eux par des brides ou ponts transversaux, formés peut-être en partie par un étirement de leur substance superficielle, et peut-être en partie par une confluence d'alvéoles périphériques appartenant à deux chromosomes voisins. Car les alvéoles ne sont pas seulement centrales, elles sont souvent périphériques [1]. Je n'ai jamais rien vu qui me porte à admettre l'émission de pseudopodes imaginée par Boveri. Plusieurs auteurs ont décrit ces trabécules sous le nom de « anastomoses ». Il me semble que cette expression ne serait pas bien appropriée ici. Car anastomose veut dire abouchement, disposition qui fait communiquer ensemble deux cavités. Mais ici le reliement est tout à fait superficiel, et n'arrive jamais à faire communiquer une alvéole centrale d'un chromosome avec une alvéole centrale d'un autre.

Avant de quitter la considération de ce stade, il peut être utile de faire une remarque concernant le fuseau. Berghs, dans le travail cité plus haut, p. 209, dit que dans ces fuseaux il ne se forme pas de plaque cellulaire. Il raconte que, lors du tassement polaire, « l'équateur du fuseau semble se boursoufler; les filaments, à ce niveau, se soulèvent vers l'extérieur et plus tard une ligne blanche se projetant exactement sur l'équateur sépare les deux cellules-filles. — Mais cette ligne blanche n'a pas été précédée par la formation d'un plaque cellulaire ». Or, comme on le voit par les fig. 7 et 8, je trouve sur ces fuseaux une plaque fusoriale normale, formée par une rangée de microsomes ovoïdes ou fusiformes. Cette plaque se clive d'une façon normale. Mais les deux rangées de microsomes-filles qui résultent du clivage ne s'agencent pas pour former une membrane cellulaire, mais disparaissent, laissant à l'équateur la ligne blanche décrite et figurée par Berghs [2].

---

[1] Ce point de vue a déjà été mis en avant par Haecker : *Bastardirung u. Geschlechtszellenbildung*, 1904.

[2] Fig. 19 et 18 du travail cité plus haut. Ces deux figures correspondent à un stade un peu plus avancé que celui de nos fig. 7 et 8. L'homogénéité apparente des chromosomes de Berghs est due sans doute à la difficulté d'obtenir de bonnes différentiations à ce moment. La

Pour bien observer ces phénomènes il suffit de monter une coupe dans l'euparal de GILSON au lieu de baume. Ces fuseaux qui dans le baume sont à peine visibles deviennent dans l'euparal très nettement visibles dans tous leurs détails, même s'ils ne sont pas colorés.

3 La spirophase ou premier repos post-maturatif.

Nous avons vu que les noyaux télophasiques sont composés d'un assemblage de chromosomes alvéolisés et réunis par des brides. Ce fait est conforme aux résultats de GRÉGOIRE et WYGAERTS et des travaux ultérieurs de GRÉGOIRE [1] et de ses élèves.

Mais d'après ces auteurs les noyaux passeraient de cet état à un état dictyé. Par la continuation d'un processus d'alvéolisation, chaque chromosome passerait à l'état d'un cordon alvéolaire-réticulé ou réseau cylindrique élémentaire. Et tous les chromosomes étant réunis par des brides transversales, le noyau entier passerait à l'état d'un réseau de réseaux.

Or, je ne pense pas que l'évolution des noyaux de la *Paris quadrifolia* se laisse bien expliquer de cette façon. Je ne trouve pas que les chromosomes passent à l'état de réseaux par une alvéolisation continue. Je trouve au co·traire qu'ils s'allongent en de long filaments spiralés. Ces filaments demeurent réunis entre eux par les brides interchromosomiques de la télophase; mais il ne me semble pas que le système de ces brides acquiert une importance suffisante pour que le tout ainsi constitué mérite le nom de réseau. Il est vrai que les noyaux présentent souvent à première vue un aspect qu'on est tenté de qualifier de réseau, comme par exemple les noyaux de la FIG. **34**. Mais en les examinant attentivement, on constate que les lignes transversales qui paraissent réunir deux bandes chromosomiques parallèles, ne sont pas dues le plus souvent à des brides réunissant ces bandes, mais à des filaments spiralés qui passent au-dessus ou au-dessous d'elles. Car les éléments chromosomiques sont devenus très sinueux et se

même remarque peut être faite au sujet des fig. 20 à 22 du mémoire de GRÉGOIRE : *La structure de l'élément nucléinien au repos et en division*, représentant des intercinèses de *Paris*. Cette manière de voir est confirmée par sa fig. 23, qui montre des chromosomes d'intercinèse fortement alvéolisés.

(1) GRÉGOIRE : *La structure de l'élément chromosomique au repos dans les cellules végétales*; La Cellule, t. XXIII, 1906, p. 311.

croisent souvent. Le noyau pendant ce stade est essentiellement une touffe de vrilles plus ou moins agglutinées.

Les filaments spiralés commencent à se montrer à partir de la formation du nucléole [1]. Or, un noyau qui a formé sa membrane et son nucléole passe en général pour être entré dans la phase du repos. Mais le fait de la formation de ces filaments spiralés pourrait peut-être conduire quelques cytologistes à admettre que nous avons affaire ici à une prophase. C'est ainsi, par exemple, que BONNEVIE [2] décrit comme prophase une phase qui correspond à peu près à nos FIG. **13** à **15**, que je considère comme des noyaux au repos. Il importe donc de justifier ici l'attribution au stade de repos des phases que nous allons étudier.

J'entends par stade de repos un stade pendant lequel le noyau ne se trouve ni immédiatement au sortir d'une division ni occupé en premier lieu à se préparer à une division, mais se trouve occupé surtout à la récupération de son élément nucléinien (ou bien, pour certains noyaux, occupé à quelque fonction d'économie cellulaire qui n'a rien à voir avec la division). C'est donc en premier lieu le stade de l'accroissement de l'élément nucléinien, par lequel celui-ci parvient de nouveau au volume qu'il possédait avant la dernière division. Et ce n'est pas dans telle ou telle configuration de l'élément nucléinien — réseau ou autre — que l'on doit placer le caractère essentiel du stade de repos, car ces configurations sont peut-être très variables, mais bien (abstraction faite des noyaux des tissus auxquels nous avons fait allusion plus haut) dans le fait de l'accroissement de cet élément.

Cet accroissement prend certainement un temps considérable. En conséquence le stade de repos est de longue durée. Et l'on peut admettre comme signe du repos l'abondance des images qui représentent ce stade, ce qui aide souvent à les différentier d'images superficiellement semblables appartenant à la prophase.

Cela posé, voici pourquoi il me semble que les images que nous allons étudier, FIG. **11** à **15**, sont des images d'un stade de repos, et non d'une

[1] Dans ces noyaux il se forme toujours un beau nucléole, et jamais plus d'un. Ce nucléole gît toujours (après les premiers stades de son développement) dans un espace clair sphérique ou ovale, FIG. **34** et d'autres. Cet espace peut être une vacuole, mais je n'en suis pas certain. Car son contenu paraît avoir une consistance au moins égale à celle du milieu ambiant. Les chromosomes ne pénètrent pas à son intérieur, mais paraissent ramper à sa surface, qui souvent paraît être condensée en une sorte de membrane, FIG. **34** en haut.

[2] BONNEVIE : *Op. cit.*, ses fig. 47 et 48.

prophase. Ces images sont de beaucoup les plus abondantes de toutes celles du cycle évolutif de ces noyaux. On en trouve au moins dix pour une image de télophase ou de spirème prophasique. Et l'on trouve communément — même beaucoup plus communément qu'on ne le voudrait — des loges entières d'anthère qui ne contiennent que ces images, sans une télophase ni un spirème prophasique.

Puis — et c'est ici l'essentiel — ces images montrent un accroissement progressif très grand de l'élément nucléinien, qui de la FIG. 8 à la FIG. 15 a certainement à peu près doublé de volume.

Et s'il est évident que pendant le stade représenté par ces images le noyau est occupé surtout à récupérer son élément nucléinien, il me semble également évident que pendant ce temps il n'est pas occupé à se préparer à une nouvelle division. Les prodromes de cette division — raccourcissecent et alvéolisation de l'élément nucléinien — ne se montrent que plus tard, FIG. 16 à 23, et sont tels qu'on ne peut pas raisonnablement admettre que l'état antécédent n'en serait que l'ébauche. Car la progression représentée par les FIG. 7 à 13bis, 14 et 15, marque un allongement et amincissement très grands de l'élément nucléinien ; tandis que la progression représentée par les FIG. 16 à 23, marque un mouvement inverse de raccourcissement et épaississement.

De plus — et ceci me paraît finalement décisif — le stade des FIG. 11 à 15, ne se rencontre pas seulement dans les noyaux de la première génération nucléaire post-maturative (qui est celle que nous étudions principalement ici) ; mais aussi dans les noyaux végétatifs issus de la division de ces noyaux (FIG. 38), et dans les noyaux de la dernière génération cellulaire du tapetum, FIG. 39. Or, ces noyaux *ne se divisent plus;* en conséquence, il est impossible d'attribuer à ce stade dans ces noyaux la signification d'une prophase.

Le stade de repos est donc représenté dans les noyaux qui vont nous occuper par un assemblage de filaments minces spiralés. Pour distinguer cette forme de stade de repos d'autres qui ne montrent pas cette disposition, je l'appellerai la *spirophase*.

Il sera peut-être utile de subdiviser ce stade, et de distinguer *a)* la *prospirophase*, dans laquelle le noyau contient en même temps des chromosomes alvéolisés et des chromosomes spiralés, FIG. 9 et 10; *b)* la *mésospirophase*, dans laquelle le noyau ne contient que des éléments spiralés, ceux-ci ne montrant pas encore de nouvelle alvéolisation d'un e

façon très évidente, FIG. 12 à 15 ou 16; *c)* la *télospirophase*, où les vrilles se montrent nettement engagées dans une nouvelle alvéolisation et s'acheminent vers le spirème classique, FIG. 19 à 21.

4. La prospirophase.

Les noyaux à ce stade sont très difficiles à étudier, à cause de l'électivité imparfaite de la nucléine mentionnée plus haut, — état qui dure jusqu'à la mésospirophase. Cependant, à force de patience on arrive à y constater ce qui est montré dans les FIG. 9, 10 et 11.

On y reconnait d'abord par places des tronçons de chromosomes alvéolisés, tout à fait semblables à ceux des chromosomes télophasiques des FIG. 7 et 8 (FIG. 10 en haut). Dans d'autres régions du noyau on voit des chromosomes semblables, mais d'une certaine apparence défaite, pâles, chiffonnés, et tordus sur eux-mêmes, FIG. 9, à droite et en haut. Puis à côté de ces chromosomes alvéolisés comme à la télophase, on en trouve d'autres qui semblent être en train de s'étirer en des formations plus minces et contournées en spirale, FIG. 10 en bas, FIG. 9 à gauche. Ces formations spiralées ont environ la moitié de l'épaisseur des chromosomes alvéolisés. Enfin on trouve aussi dans ces noyaux, surtout à un stade légèrement plus avancé, des éléments spiralés plus fins, FIG. 9 au milieu et en haut.

Il ne saurait y avoir de doute que ces formations spiralées ne dérivent directement des chromosomes alvéolisés. Car chacune d'elles occupe un espace qui correspond très exactement, comme position, comme forme, et comme dimensions, avec l'espace occupé jadis par un chromosome alvéolisé. Cela ressort très nettement d'une comparaison de la FIG. 11, qui est très typique à cet égard, avec la FIG. 8 ou la FIG. 7. Nous pouvons donc dire, sans craindre de nous tromper, que chaque chromosome se transforme sur place en un filament fin spiralé. Mais il nous reste à déterminer de quelle façon se fait cette spiralisation.

Je ne serais pas très éloigné d'admettre que les choses se passent de la façon décrite par JANSSENS, c'est-à-dire que le filament en vrille serait formé par condensation de la substance chromosomique, selon une ligne spiralée, en dedans de la membrane de chromosome. Car je suis très porté à croire que ces chromosomes sont revêtus d'une membrane. Très souvent

je leur ai vu des contours qui m'ont paru devoir s'expliquer comme l'expression optique d'une membrane. Et de plus j'ai souvent vu l'espace occupé par les vrilles délimité par une ligne fine encadrant, de chaque côté, les tours de spire, et faisant tout à fait l'impression d'une membrane. Mais cette image est si difficile à saisir que je n'ai pas osé l'indiquer dans mes dessins.

Je pense donc que nous pouvons admettre en principe le bien fondé de la description de JANSSENS [1], et, sans nous attarder à la question de la membrane, qui ne parait pas avoir une grande importance ici, essayer de nous représenter avec plus de détails le processus de la condensation en spirale.

Nous avons vu que, d'après BONNEVIE (*loc. cit.* dans l'introduction), les chromosomes télophasiques se tordraient fortement sur leur axe, et que cette torsion donnerait lieu à la formation d'une arête chromatique contournée en spirale à la surface du chromosome. De cette façon on aurait devant soi à ce moment deux choses : d'abord le corps du chromosome-mère, réduit à un substratum achromatique; puis dans — ou sur — ce substratum le nouveau chromosome spiralé. Et ce nouveau chromosome ne représenterait qu'une partie de la substance du chromosome-mère, une notable portion de cette substance n'étant pas utilisée dans la formation du nouvel élément, mais rejetée dans le suc nucléaire.

Or, je ne trouve pas dans la *Paris* des apparences qui me permettraient d'adopter entièrement cette manière de voir. Que les chromosomes se tordent, cela me parait certain. Mais je n'ai pas pu voir que cette torsion produise une arête chromatique à la surface des chromosomes. Je ne trouve jamais entre les spires des éléments spiralisés des traces d'un substratum achromatique non utilisé. Je pense donc que les chromosomes spiralés résultent, non d'une formation endogène, mais d'une transformation *intégrale* des chromosomes alvéolisés de la télophase.

Je serais plutôt porté à admettre un mode de formation semblable à

[1]) En conséquence, je ne pense pas que nous devons expliquer la fig. 80 de JANSSENS, *op. cit.*, par une « alvéolisation particulièrement irrégulière et capricieuse, qui finirait par donner l'illusion d'un filament et d'une gaine enveloppante », comme le fait KOWALSKI, dans son travail sur la reconstitution du noyau chez la salamandre (La Cellule, t. XXI, p. 358). Il faut se rappeler que JANSSENS est, pour dire le moins, un des meilleurs observateurs que nous possédons; et s'il a positivement décrit un filament et une gaine, il n'est que prudent d'admettre, jusqu'à preuve du contraire, que ces formations existent là ou il les a décrites.

celui qui a été admis par Grégoire [1] pour des chromosomes en zig-zag d'*Allium porrum*. Il pense que la substance du chromosome en voie de condensation coule vers les régions les plus épaisses des parois des alvéoles. Et comme ces régions se trouvent être tantôt verticales tantôt horizontales, il en résulte une ligne de condensation en zig-zag. Mais les chromosomes de la spirophase chez *Paris* ne sont pas des filaments en zig-zag, mais des filaments en spirale très régulière, si régulière qu'il me semble difficile qu'ils se soient formés de cette façon. Il me semble que la chose s'explique suffisamment en admettant que le chromosome s'allonge tout entier en spirale, sans que la torsion en spirale soit due à des différences d'épaisseur des parois des alvéoles.

Et voici comment je me représente la chose. Le chromosome, toujours alvéolisé, se met à s'allonger; et à mesure qu'il s'allonge il s'enroule ou se pelotonne (ces expressions me paraissent préférables à celle de « se tordre sur son axe ») en spirale, comme le fait la tige d'une vorticelle qui se rétracte, FIG. 11, *a* et *b*, en bas. — (Les segments ovoïdes qu'on voit dans cette région de chacun de ces chromosomes ne me paraissent pas être l'expression d'alvéoles étirées latéralement, mais de tours de spire très tassés du chromosome entier, étroitement pelotonné sur lui-même). Cela fait, le chromosome se désalvéolise en se condensant en un filament mince, comme on le voit en haut des chromosomes *a* et *b*, et en tous les autres chromosomes de la FIG. 11. Nous ne voyons pas d'allongement du chromosome précédant l'enroulement, parce que l'enroulement se fait au fur et à mesure de l'allongement. De sorte que de ce processus nous ne pouvons bien saisir que le résultat. Ce résultat, c'est un chromosome désalvéolisé, aminci, allongé, et contourné en spirale. Et cette transformation est une transformation *intégrale* du chromosome alvéolisé abstraction faite de la membrane, dont le rôle et même l'existence demeurent problématiques.

En tous cas, de quelque façon que la condensation en spirale se fasse, elle ne se fait que sur une seule ligne, et ne donne lieu qu'à un seul filament spiralé, et non à « une paire de filaments spiralés », comme l'a décrit Dehorne [2] pour les racines d'*Allium*. Il peut y avoir dans les noyaux télophasiques des apparences de filaments géminés : par exemple, aux en-

[1] Grégoire : *La structure de l'élément chromosomique au repos et en division dans les cellules végétales (racines d'Allium);* La Cellule, t. XXIII, p. 330, 1906.

[2] Dehorne : Arch. f. Zellforschung, t. VI, p. 629.

droits où un chromosome s'est aplati et tordu sur son axe, ce qui fait que ses deux bords se présentent comme deux filaments croisés. Et il peut y en avoir dans des noyaux un peu plus avancés, comme ceux que nous venons de considérer : par exemple, aux endroits où deux spirales sont superposées, ce qui arrive on ne peut plus fréquemment (par exemple, FIG. **11** au milieu et à gauche). Mais ce ne sont là que des apparences. J'ajouterai qu'il me semble que les figures données par DEHORNE à l'appui de sa thèse, notamment ses fig. 22, 23 et 24, pourraient bien avoir pour origine des apparences illusoires semblables, la fig. 22 surtout faisant bien l'impression d'une interprétation erronée des apparences présentées par des parois de chromosomes alvéolisés et tordus.

5. La mésospirophase.

Le processus de spiralisation intéresse bientôt tous les chromosomes, et avant que le noyau grandissant a acquis environ une fois et demie les dimensions (en diamètre) qu'il possédait à la télophase, il ne contient plus que des chromosomes entièrement spiralisés. Ceux-ci se présentent alors, FIG. **12** à **18**, comme des filaments de 0,4 μ à 0,5 μ de largeur, étroitement contournés en spirale comme les vrilles d'une vigne. Ces vrilles sont devenues très longues, d'une longueur qui doit souvent dépasser de beaucoup celle d'un grand cercle du noyau. Elles conservent en une large mesure leur orientation primitive selon des méridiens du noyau, mais souvent s'écartent de leur direction primitive, se jettent à droite et à gauche et se croisent. Et puisque il est très difficile pour l'œil de suivre au-delà d'une très petite distance leurs spires si souvent superposées et croisées et changeant de direction et de plan, il en résulte qu'il ne saisit guère que les coupes optiques de ces spires, qui paraissent alors comme des grains, tantôt arrondis, tantôt angulaires, portés latéralement sur des fils, ou même tout à fait isolés. Et l'impression totale que fait le noyau est celle d'une vessie remplie de perles, FIG. **13**, vaguement alignées et réunies par des fils, plutôt que d'un assemblage rétiforme de fils.

Je dirais même que ces noyaux, quand on en aborde l'examen sans parti pris, ne donnent pas du tout l'impression d'un réseau. Car la notion de réseau implique des mailles également puissantes selon toutes les direc-

tions, des fils transversaux d'une puissance comparable à celle des fils longitudinaux. Elle implique aussi la présence de nœuds aux endroits où ces deux systèmes de fils se croisent. Or, quoique souvent, surtout dans les vues polaires, FIG. 14 et 15, un tronçon de chromosome à trajet horizontal peut simuler une trabécule étendue d'un chromosome longitudinal à un autre, cependant, à un examen attentif cette illusion disparait. Et les trabécules vraies, les brides interchromosomiques, ne sont pas assez puissantes pour faire naître l'impression, dans les images nettes, d'un réseau. Et les nœuds ou *Netzknoten*, que les auteurs décrivent dans beaucoup de noyaux, font défaut ici entièrement. Les chromosomes se croisent abondamment, et se touchent souvent aux endroits où ils se croisent; mais ils ne se soudent pas les uns aux autres, aux endroits où ils se touchent. Enfin, dans les vues équatoriales, comme celles des FIG. 12 et 13[bis], l'impression de réseau fait défaut entièrement, et l'on a tout de suite l'impression d'une touffe très serrée de filaments onduleux.

En résumé, il est certain que l'élément nucléinien de ces noyaux consiste en un assemblage de chromosomes spiralés très longs et très minces, assemblage comparable à un gland de soie dont les cordons auraient été fortement emmêlés. Il ne forme pas un réseau de réseaux, parce que les éléments constitutifs du noyau ne sont pas des réseaux, et parce qu'ils ne sont pas agencés en réseau. Car, ils gardent en une trop grande mesure leur indépendance mutuelle pour qu'on puisse proprement dire qu'ils forment un réseau.

A un examen extrêmement minutieux on arrive souvent à découvrir dans ces chromosomes, même au stade où ils sont les plus minces, une alvéolisation excessivement fine, FIG. 12, 14, 15. Je ne pense pas qu'on doit considérer ce phénomène comme le début d'une nouvelle alvéolisation prophasique ; car souvent on n'en trouve pas trace. Ces petites alvéoles doivent être plutôt les restes de l'alvéolisation, soit centrale soit périphérique, de la télophase (car les chromosomes de la télophase montrent bien parfois l'alvéolisation secondaire des parois de leurs alvéoles dont il sera question plus tard au sujet des chromosomes du spirème et de la couronne équatoriale).

6. La télospirophase.

Le noyau continue à grandir pendant toute la durée de la mésospirophase [1]. Lorsqu'il a atteint son plus grand développement, les chromosomes se mettent à se raccourcir et à s'épaissir, FIG. 16 à 21. Ils se raccourcissent de telle sorte que pendant cette phase, au lieu de décrire toujours des méandres sur une longueur d'au moins un grand cercle du noyau, ils en arrivent à ne faire que par exception un trajet égal à un tour du noyau, mêmes figures. Il en résulte que le noyau parait moins fourni et plus clair, montrant de larges zones vides qui jadis étaient occupées par des méandres de chromosomes; à ce moment on voit nettement et d'une façon incontestable que les chromosomes raccourcis sortent du peloton de la mésospirophase dans une ordonnance comparable à celle dans laquelle ils y étaient entrés. On constate sans aucune peine qu'ils courent surtout selon des méridiens du noyau (qui a le plus souvent conservé sa forme de lentille, FIG. 16, 19, 20 et 21), tout comme à la télophase précédente. On constate aussi très souvent (quoique ce soit plus difficile) qu'ils ont la forme d'anses dont les sommets sont dirigés vers le pôle du noyau, FIG. 16, chromosome *ab*, FIG. 19, les trois chromosomes, FIG. 20, le chromosome *ab*, FIG. 17 et 21, presque tous les chromosomes, tout comme à la télophase. Et l'on constate aussi — la chose ne saurait faire l'objet d'un doute, — que, tout comme à la télophase, ils se terminent (le plus souvent dans la région antipolaire du noyau) par des *bouts libres*. Ces bouts sont souvent soudés à la membrane nucléaire, ils ne sont jamais soudés entre eux. Ils ne montrent pas même des rapprochements ou des tendances de direction de nature à faire supposer qu'ils ont jamais été soudés entre eux. Et finalement on constate sans peine que ces chromosomes se montrent en nombre sensiblement égal à celui des chromosomes télophasiques; il y en a environ douze.

Le motif pour lequel il est plus difficile de constater la forme d'anses des chromosomes que leur disposition en couronne est qu'au sommet des anses les chromosomes sont le plus souvent beaucoup plus minces qu'ailleurs, se montrant en cette région comme étirés ou aplatis, FIG. 16, 17, 20. Les deux objets dessinés dans la FIG. 18 peuvent bien n'être que les deux

[1]) Ce qui, comme il a été dit plus haut, me parait une raison suffisante pour ne pas considérer cette phase comme une prophase, comme le fait BONNEVIE, *op. cit.*, fig. 47 et 48.

jambes d'un même chromosome en anse dont le sommet est devenu invisible. Et dans plusieurs autres endroits des figures il y aurait vraisemblablement lieu de réunir par la pensée des bouts qui paraissent se terminer librement vers le pôle du noyau.

Il se pourrait qu'un observateur pour qui la notion de l'indépendance des chromosomes pendant le stade de repos présente des inconvénients soit tenté d'admettre que les bouts que j'ai décrits comme libres ne seraient en réalité que des sections dues au rasoir. Mais il y a plus d'un motif péremptoire pour admettre qu'ils sont des bouts libres naturels. Car ils se montrent dans la grande majorité des cas dans des conditions qui excluent la notion d'un sectionnement par le rasoir. Ils sont très souvent soudés à la membrane nucléaire : par exemple, les bouts *a*, *c* et *d* de la FIG. **16** et les bouts *d* et *e* de la FIG. **21**. Ils sont le plus souvent arrondis, FIG. **17**, **19**, à droite, FIG. **20**, **21**, en *f*; ou effilés, comme dans la FIG. **16**, en *e*, et peut-être au-dessus du nucléole à gauche; FIG. **19**, partout; FIG. **21**, en *a*, *b* et *c*. Or, lorsqu'un chromosome est sectionné par le rasoir, il montre plutôt des bouts franchement équarris ou taillés en biseau. Puis — et ceci est pour moi décisif — ces bouts libres se présentent en la grande majorité des cas en une région déterminée du noyau, dans la région antipolaire et non au sommet du noyau. Les FIG. **16** à **21** sont absolument typiques à cet égard. Or, c'est cette région justement qui contenait les bouts libres des chromosomes de la télophase. Et finalement, s'il s'agissait de sections dues au rasoir, il n'y aurait point de raison pour que ces sections se produisent dans cette région en plus d'abondance qu'au sommet du noyau, ou dans une autre région quelconque.

A mesure que les chromosomes se raccourcissent, ils s'alvéolisent, FIG. **16** à **21**. Les débuts de ce phénomène se manifestent déjà à partir du stade de la FIG. **16**, comme on le voit à gauche et en haut de la figure. Il se forme dans chaque chromosome (en sus des petites alvéoles secondaires mentionnées plus haut comme existant souvent dans les chromosomes de la mésospirophase) une rangée centrale unique d'alvéoles sphériques, ou ovales, ou cylindriques, ou rhomboïdales, FIG. **19**, **20**, **21**. Il est certain qu'il n'y a à ce moment qu'une seule rangée de ces alvéoles, et non pas deux. Il est certain aussi que ce ne sont pas les anciennes alvéoles centrales de la télophase, qui auraient persisté; car celles-ci étaient beaucoup plus grosses et ont indubitablement disparu pendant le processus de la spiralisation. Il s'agit donc d'une nouvelle alvéolisation; et nous sommes fondé

à la considérer comme une *alvéolisation prophasique*. Et enfin, c'est bien d'une alvéolisation d'un filament unique qu'il s'agit, et non d'une apparence illusoire produite par l'image de deux filaments enroulés. Il n'y a point place ici pour une interprétation semblable à celle de Dehorne.

A mesure que les chromosomes se raccourcissent et s'alvéolisent, ils s'épaississent; et à la fin de cette phase ils ont acquis plus du double de l'épaisseur qu'ils possédaient pendant la mésospirophase, fig. **21** (chromosomes de la fig. **14**, 0,4 μ, des fig. **15**, **13**bis et **12**, 0,5 μ, de la fig. **21**, 1 μ). A mesure qu'ils se développent, ils montrent de moins en moins de trabécules interchromosomiques. Cela est dû sans doute en partie à ce que bon nombre de ces trabécules se sont brisées et ont été résorbées; mais en bonne partie aussi, si je ne fais erreur, à ce que les chromosomes, s'étant raccourcis, se croisent moins souvent, et, étant devenus très épais, ne donnent plus lieu à l'illusion de trabécules transversales aux endroits où ils se croisent.

A mesure que les chromosomes se raccourcissent, leurs spires s'effacent. Dans la fig. **19** les spires sont beaucoup moins nombreuses que dans la fig. **16**; dans la fig. **20** on ne voit plus que deux tronçons de chromosomes qui ressemblent à des vrilles; et dans la fig. **21** la ressemblance à des vrilles est à peine sensible.

Pendant toute cette phase, les chromosomes ont gardé leur disposition en couronne.

Puis, les chromosomes, s'épaississant et se raccourcissant encore un peu, perdent les dernières traces de leur torsion en spirale, et, abandonnant leur orientation en couronne, se disposent dans une nouvelle orientation qui donne la figure connue sous le nom de spirème prophasique.

7. Le spirème.

Les fig. **22** et **23** montrent deux spirèmes que j'avais notés, en parcourant des coupes avec un grossissement moyen (720 diamètres), comme ne montrant à première vue aucune discontinuité de leurs éléments. Je suis demeuré pendant quelque temps convaincu que je me trouvais enfin en présence d'un spirème continu authentique. Cependant j'eus bientôt fait de découvrir deux ou trois bouts certainement libres dans le spirème de la fig. **23**. Celui de la fig. **22** m'a donné beaucoup de mal, ne me montrant des

bouts libres certains qu'à un examen très minutieux avec un apochromat de 1,40 O. N. Mais après une étude très pénible je suis arrivé à en mettre en évidence une bonne douzaine.

Il est entièrement certain que plus de douze solutions de continuité de l'élément nucléinien sont visibles dans la coupe. Mais quelques-unes d'elles peuvent être dues au rasoir. Celles qui sont marquées *f*, *i* et *j* peuvent l'être; *f* en a même tout l'air. Celles qui sont marquées *c* et *d* sont certainement des discontinuités, mais étant couvertes par des tronçons courant au-dessus, ne se montrent pas d'une façon assez nette pour qu'on puisse décider si ce sont des sections ou des bouts réels. Celles qui sont marquées *g* et *k* sont dans le même cas, mais me paraissent être plutôt des bouts que des sections. Les deux signes ?? marquent des régions où un tronçon nucléinien n'a pas pu être poursuivi plus loin, et sont donc des terminaisons possibles. Les discontinuités marquées *a*, *b*, *e* et *h* sont certainement des bouts libres naturels.

Il résulte de cette analyse que ce spirème n'est certainement pas composé d'un cordon unique. Mais il faut nous demander si ce que l'on y observe nous autoriserait à affirmer que ce spirème contient une douzaine de chromosomes indépendants. Nous n'avons trouvé en tout que 11 discontinuités certaines. Cela suffit-il pour nous autoriser à admettre l'existence d'une douzaine d'éléments? Il peut sembler que s'il y a là vraiment douze éléments, on aurait dû trouver une vingtaine de discontinuités, dues les unes aux bouts naturels (dont il devrait y avoir 24), les autres au rasoir. Mais il faut réfléchir qu'il est impossible d'analyser tout ce qu'il y a du spirème dans la coupe. Ce spirème occupe un espace sphérique d'environ 20 microns de diamètre. La coupe en comprend environ la moitié, donc un hémisphère de 10 microns de profondeur environ. Or, de cet hémisphère un objectif puissant ne peut fouiller qu'une calotte de deux ou trois microns de profondeur. Et encore ne le peut-il qu'imparfaitement, car les circonvolutions de l'élément nucléinien se superposent si abondamment qu'il est difficile de trouver une région du noyau qui ne laisse place à des incertitudes. De sorte que dans les régions imparfaitement analysables, et dans les profondeurs non atteintes par l'objectif, et dans l'hémisphère du noyau qui n'est pas dans la coupe, il doit y avoir assez de place pour les discontinuités qui manquent pour faire le compte.

Il semble donc qu'on ne peut qu'admettre, d'après ce que l'image microscopique nous révèle, qu'il est tout à fait possible qu'il y ait dans ces

spirèmes douze chromosomes discontinus; mais que les conditions d'observation sont telles qu'il est impossible de l'affirmer avec certitude. Tout ce que nous pouvons affirmer avec certitude est que le spirème n'est pas entièrement continu.

Le spirème de la FIG. 23, qui est passablement plus avancé, nous mène à une conclusion plus positive. Comme celui de la FIG. 22, il paraît à première vue absolument continu. Une analyse détaillée révèle cependant, beaucoup plus facilement que pour la figure précédente, au moins 16 solutions de continuité certaines. Celles qui sont marquées *g* et *h* sont peut-être dues au rasoir; *i* (qui se trouve au-dessous du gros chromosome marqué *l* et qui me paraît être l'autre extrémité de *g*) est incertaine. Toutes les autres sont des bouts libres certains. Les lettres *a* et *b*, *c* et *d*, *e* et *f*, marquent les deux bouts de trois chromosomes. La lettre *m* marque le bout extérieur d'un chromosome en U ouvert, dont on voit l'autre bout vers le centre du peloton. Au-dessous du bout retroussé marqué *n* se trouve un bout d'un autre chromosome qui paraît avoir son autre extrémité sous le trait *m*. Et au bout, certainement un bout naturel, marqué *p* correspond un autre bout au centre du peloton.

Nous arrivons donc à constater dans ce spirème avec une probabilité très grande l'existence d'au moins 11 chromosomes séparés, dont plusieurs sont contenus entièrement dans la coupe. Et nous arrivons pour ainsi dire à constater *de visu* qu'un assemblage d'une douzaine de chromosomes parfaitement indépendants peut simuler, à s'y méprendre, un cordon continu.

Cela ne prouve naturellement pas du tout que le spirème de la FIG. 22 en contient aussi une douzaine. Car on pourrait supposer que dans ces deux images nous assistons à la segmentation progressive d'un cordon unique. On pourrait supposer que dans la FIG. 22 cette segmentation en était à ses débuts, et que dans la FIG. 23 elle était achevée. Mais il y a une considération qui, à mon sens, s'oppose d'une façon impérieuse à cette supposition. C'est que nous avons vu, d'une façon indubitable, que le spirème de la FIG. 22 s'est formé aux dépens d'un élément nucléinien discontinu. Nous avons vu qu'à la télophase il n'y a pas la moindre suggestion de la formation d'un spirème continu. Nous n'avons rien rencontré qui suggère une telle formation dans la prospirophase. Dans la mésospirophase nous avons vu des chromosomes spiralés se montrer à toute évidence en une indépendance parfaite. Et à la télospirophase nous avons vu ces chromo-

somes, toujours indépendants, passer en se raccourcissant à la disposition qu'on appelle le spirème. Il faudrait donc, pour qu'il y eût formation d'un cordon continu, qu'à ce dernier moment les chromosomes se soudassent par leurs bouts, pour former un cordon qui se mettrait à se segmenter immédiatement après. Cela ne serait pas impossible ; mais alors je ne comprendrais pas pourquoi je n'ai jamais rencontré de spirème qui me paraisse certainement continu.

8. L'alvéolisation des chromosomes.

Nous avons vu que déjà à partir du stade de la FIG. **16** des alvéoles commencent à se montrer dans les chromosomes. A mesure que les chromosomes s'épaississent, ces alvéoles augmentent de dimensions; et lorsque les chromosomes ont atteint une épaisseur d'un micron (FIG. **21** et suivantes), les alvéoles ont atteint une taille qui permet de les étudier en quelque détail.

On peut en distinguer deux sortes : les unes — que nous pouvons appeler les alvéoles primaires — occupent, à quelques exceptions près, l'axe du chromosome; les autres, ou alvéoles secondaires, qui paraissent plus tard, sont logées dans les parois du chromosome ainsi creusé.

Les alvéoles primaires montrent des figures géométriques assez variées, des figures de sphère, d'ovale, de cylindre à section circulaire, soit allongé soit raccourci en tambour (forme très fréquente); puis des figures angulaires, de cube, de coin, de polygone, etc. Elles sont en moyenne d'une taille telle qu'elles occupent au moins les trois quarts de l'épaisseur du chromosome, FIG. **20**, **21**, **22**, **23**, **24**. **25**. **26**, **27**, **28**. Leurs parois transversales (c'est-à-dire celles qui les séparent entre elles) peuvent être aussi puissantes que leurs parois latérales (ou parois du chromosome), comme par exemple dans la FIG. **21** et bien des endroits des autres figures. Le chromosome prend alors un aspect perlé. Mais il arrive aussi très souvent que ces parois transversales sont beaucoup plus faibles que les parois latérales, étant souvent réduites à des lamelles excessivement minces, comme on le voit bien en plusieurs endroits de la FIG. **23**, et surtout dans les FIG. **25**, **26** et **28**. Là où cette formation domine, on peut dire que le chromosome est un cylindre à axe creux interrompu par des lamelles transversales. Lorsque une rangée d'alvéoles cylindriques raccourcies en tambour montre ces parois minces,

le chromosome prend en coupe optique un aspect scalariforme, FIG. 6, 25 et 28. Et il arrive que, ces parois minces se résorbant, le chromosome montre un axe creux non-interrompu sur une certaine longueur.

Les chromosomes sont souvent tordus. Alors les alvéoles sont déformées et étirées par la torsion, et leurs parois peuvent se montrer en coupe optique comme des portions d'une fibre tournant en spirale autour du chromosome, FIG. 21 en haut et à droite, FIG. 22 à gauche, surtout en haut, FIG. 23 à gauche, FIG. 28

Les alvéoles paraissent souvent — peut-être le plus souvent — être de simples cavités creusées dans la substance du chromosome, sans différentiation spéciale de cette substance autour d'elles. En ce cas elles ne posséderaient pas de parois propres. Mais quelquefois elles paraissent en posséder; la substance du chromosome parait se condenser autour de l'alvéole et y former une croûte passablement plus colorable que le reste du chromosome. On dirait alors que l'alvéole s'achemine vers une certaine indépendance. J'ai essayé d'indiquer cette particularité dans plusieurs endroits des figures, mais je crains que la distinction ne soit plus visible dans la gravure. Cependant on doit pouvoir en reconnaitre des traces dans les FIG. 26, 27, 29 et 30.

Lorsque les chromosomes, en se raccourcissant et s'épaississant, ont commencé à revêtir leur forme définitive de chromosomes équatoriaux, FIG. 23 à 29, on voit se former dans les parois latérales de leurs alvéoles — ou, ce qui revient au même, dans les parois mêmes des chromosomes — de nombreuses petites alvéoles secondaires. Ces petites alvéoles paraissent être en général sphériques Elles paraissent être d'abord distribuées sans ordre, chromosomes *l* et *m* de la FIG. 23, FIG. 26 à droite, de sorte que sur une coupe transversale d'un chromosome on en voit plusieurs entourant en cercle la cavité alvéolaire primaire, FIG. 27, en haut. Mais à mesure qu'elles grandissent — soit par croissance individuelle soit par confluence — elles s'arrangent en deux rangées symétriques se faisant vis-à-vis aux extrémités d'un diamètre du cordon central d'alvéoles primaires, chromosome *n*, en bas, des FIG. 23, 24, 27 à gauche, FIG. 28 et 29. A la fin de ce processus le chromosome en est venu à montrer trois rangées d'alvéoles, à peu près de la même puissance, soit une rangée centrale, primaire, et deux rangées latérales secondaires. En conséquence il est devenu un cordon aplati ou rubané, bipartite en tant que sa substance s'est

concentrée surtout en deux cordons creusés par les alvéoles secondaires; ou tripartite en tant qu'il consiste en trois rangées d'alvéoles.

Il vient tout naturellement à l'esprit de penser que les alvéoles secondaires peuvent être formées par une sorte de bourgeonnement des alvéoles primaires. Mais je n'ai pas pu m'assurer si elles se forment ainsi ou d'une façon indépendante.

Les chromosomes ainsi constitués d'une ligne centrale d'alvéoles et de deux cordons latéraux sont presque toujours plus ou moins tordus sur leur axe. Alors les cordons latéraux se montrent comme deux fibres entortillées l'une autour de l'autre, FIG. 28 et d'autres. Mais nous avons vu que cette disposition n'est nullement l'expression d'un rapprochement de deux fibres qui auraient pré-existé, à l'état écarté, pendant les phases antérieures. Ces cordons sont au contraire des formations nouvelles.

9. La division des chromosomes.

A mesure que les cordons latéraux se sont développés, les alvéoles centrales ont subi un grand amincissement de leurs parois transversales, de sorte que les deux cordons latéraux ne sont plus réunis l'un à l'autre que par une rangée centrale de trabécules très minces. Les chromosomes se placent à l'équateur du fuseau de façon à placer les deux cordons latéraux en superposition, l'un deux regardant l'un des pôles, et l'autre le pôle opposé, FIG. 29 (le fuseau n'a pas été dessiné parce qu'il était mal placé pour cela). Les cordons latéraux ou schizomites se mettant en mouvement vers les pôles, la rangée centrale d'alvéoles, fortement amincies, se déchire au fur et à mesure de l'ascension polaire; et à l'anaphase avancée, FIG. 30, il n'en reste plus que quelques bribes pendant aux bords des schizomites. Les jeunes chromosomes anaphasiques montrent chacun une rangée centrale d'alvéoles. Celles-ci sont tantôt sphériques tantôt cylindriques, FIG. 30, l'état cylindrique étant sans doute en grande partie l'expression d'un état de contraction des chromosomes. Les chromosomes sont quelquefois visiblement aplatis par places, et souvent fortement tordus sur leur axe, FIG. 30, en bas à droite, et en haut à droite.

Ces résultats laissent le problème du mécanisme de la division chromosomique au fond aussi énigmatique que jamais. Il y a un point d'acquis, c'est que la scission définitive se fait le long de la rangée centrale d'alvéoles

primaires. Cette scission est donc l'effet d'un processus d'alvéolisation. Mais nous devons toujours nous demander par quel moyen un chromosome a pu passer de l'état de cylindre sans différentiation latérale à l'état d'un organite à symétrie bilatérale. Et le processus d'alvéolisation que nous observons n'éclaircit pas ce point. Car même en admettant que la formation des cordons latéraux serait due à une condensation de la substance chromosomique autour des alvéoles secondaires, et que ces alvéoles seraient formées par un bourgeonnement ou division quelconque des alvéoles primaires, on ne voit pas pourquoi cette division se produirait pour chacune de ces alvéoles dans le même plan, ce qui serait nécessaire pour amener une bipartition régulière. C'est la même énigme que celle qui se présente dans l'hypothèse de la division « transversale » d'une rangée de « chromomères » pleins.

10. La télophase post-maturative.

La télophase qui fait suite à la division que nous venons d'étudier montre, dans les deux noyaux-filles, des phénomènes identiques à ceux que nous avons trouvés dans la télophase homéotypique. Les chromosomes, toujours alvéolisés, perdent plus ou moins leur forme de V anaphasique en se recourbant et devenant fortement sinueux, FIG. 31. Ils se tassent en un peloton assez serré, FIG. 32, mais en le faisant ne perdent en aucune façon leur indépendance. Leurs bouts, dirigés pour la plupart vers l'équateur du fuseau, ne se soudent pas entre eux pour former un spirème continu, mais demeurent libres. Les chromosomes sont assez abondamment reliés entre eux par des trabécules transversales, qui peuvent bien être l'effet d'un étirement de leur substance provoqué par une détente survenant sur un tassement polaire étroit, comme cela a été décrit par GRÉGOIRE et WYGAERTS (*op. cit.*) pour le *Trillium*. La FIG. 33 donne une assez bonne idée de l'aspect de ces trabécules. Comme pour la télophase homéotypique on ne voit pendant ce stade aucune trace du filament spiralé endogène décrit par BONNEVIE; et l'on ne voit non plus aucune trace des filaments géminés décrits par DEHORNE.

II. La 2me spirophase, ou 2me repos post-maturatif.

A la télophase fait suite, non pas un état dictyé, mais une phase de filaments grêles spiralés semblable à celle que nous avons trouvée faisant suite à la télophase homéotypique. Comme pour cette première spirophase, il ne m'a pas été possible de déterminer d'une façon précise de quelle manière se forment les filaments spiralés. Les chromosomes se boursouflent un peu, FIG. 33. Le noyau présente alors pendant un moment l'aspect spongieux représenté dans la FIG. 33. Mais cet état n'est pas de longue durée, et les deux noyaux passent rapidement à l'état de peloton de filaments spiralés fins représenté dans les FIG. 34 à 38. Il me semble que ce changement se fait par le simple allongement de chaque chromosome en un filament spiralé, dans lequel les alvéoles se sont effacées. Je n'ai pas pu saisir le détail du processus. Mais, comme pour la division simple précédente, je crois pouvoir assurer que cet allongement ou cette condensation ne se fait que sur une seule ligne, et ne donne lieu qu'à un seul filament spiralé pour chaque chromosome, et non à une paire de filaments spiralés enlacés.

Jusqu'à la fin de la prospirophase les deux noyaux-filles sont entièrement semblables, FIG. 33. Mais à partir du moment où les chromosomes se sont spiralisés, les noyaux deviennent dissemblables, FIG. 34. L'un d'eux, le noyau végétatif, devient comme on sait, plus gros que l'autre, et moins colorable, FIG. 34 en haut. L'autre (noyau anthéridial, STRASBURGER), qui est destiné à se diviser plus tard en deux noyaux générateurs, reste plus petit que le noyau végétatif, et devient très fortement colorable, FIG. 34 en bas. Mais l'un et l'autre se transforment en un peloton de chromosomes en vrille.

La FIG. 34 donne une assez bonne idée de l'aspect des deux noyaux à la fin de la prospirophase, tel qu'il s'en présente dans une coupe plutôt épaisse (10 microns). On voit que le noyau végétatif présente un tel enchevêtrement de tronçons de filaments croisés et superposés qu'il est fort difficile de décider si l'on a affaire à une sorte de réseau composé de chromosomes larges et fortement distendus par leurs alvéoles (« réseau de réseaux » de GRÉGOIRE et WYGAERTS), ou à un peloton de filaments spiralés, ou enfin à un mélange des deux. Le noyau anthéridial est encore moins analysable. Très fortement coloré, — comme il l'est toujours dans les

préparations dans lesquelles le noyau végétatif est demeuré suffisamment coloré pour permettre d'être étudié, — il ne laisse pas passer assez de lumière pour fournir une image nette. On voit bien dans le noyau anthéridial de la FIG. 34, à droite de l'aréole péri-nucléolaire, une apparence assez nette de filaments spiralés; mais à gauche de cette aréole l'image est très indécise et pourrait aussi bien être interprétée comme un assemblage de chromosomes courts alvéolisés que comme un peloton de filaments longs spiralisés.

Des coupes plus minces de noyaux à ce stade permettent de voir beaucoup mieux. La FIG. 37 représente une calotte très mince d'un noyau végétatif un peu plus avancé que celui de la FIG. 34 [1]. La moitié environ du contenu de cette tranche est à peu près indéchiffrable. Mais en bien des endroits l'image se décompose nettement en des filaments fins contournés en vrilles, comme on le voit aux endroits marqués *a*, *b*, *c* et *d*. Ces filaments ont une épaisseur de 0,4 micron (*a*, *b* et *c*), ou même moins, celui marqué *d* mesurant seulement 0,2 micron. Ils sont pâles, et ont un aspect mat (comme d'une alvéolisation ou granulation insaisissable par l'objectif), aspect qui permet de les distinguer à première vue des chromosomes des noyaux anthéridiaux.

La FIG. 38 représente un noyau végétatif qui est passablement plus avancé, pris dans une série de coupes à l'épaisseur de 7,5 μ, fortement colorées. Ici il n'y a pas de doute; tous les chromosomes sont à l'état de filaments d'une épaisseur de 0,4 μ à 0,5 μ, contournés en des vrilles d'une largeur moyenne de 1 μ à 1,5 μ. Ces filaments sont pâles, et d'aspect granuleux. Tout vestige de chromosomes courts et alvéolisés a disparu. Ces noyaux sont certainement en aussi pleine spirophase que ceux des FIG. 12 à 15. L'image est plus difficile à cause de la pâleur des chromosomes; mais elle n'est pas moins certaine.

Il en est de même pour le noyau anthéridial. La FIG. 35 représente une calotte très mince d'un de ces noyaux au même stade exactement que celui de la FIG. 34 (même anthère et même logette). Dans le noyau de la FIG. 34 il pouvait y avoir quelque doute sur l'existence de spirales dans toutes les régions de noyau, à cause de l'épaisseur de la coupe. Ici où la coupe est beaucoup moins épaisse, ne comprenant qu'une calotte très mince,

[1] Cette figure peut paraître représenter un noyau plus petit que celui de la FIG. 34. Mais il faut savoir que la FIG. 34 est faite d'après une cellule très grande, dont le noyau végétatif est exceptionnellement grand. Il n'y a pas de doute sur la sériation des stades.

aucun doute n'est possible; le noyau ne contient que des chromosomes très grêles contournés en spirale. On remarquera qu'aux endroits où deux de ces vrilles chromosomiques se côtoient — comme à gauche en bas, et au milieu, on a facilement l'impression d'un seul chromosome puissamment alvéolisé, à alvéoles ayant leurs parois plus minces d'un côté que de l'autre. Mais il est certain que cela n'est qu'une apparence illusoire. Le noyau végétatif de la cellule qui a fourni ce dessin est dans le même état, ne montrant que des vrilles; et tous les noyaux de la logette qui contient cette cellule sont dans le même état, ne montrant que des vrilles partout.

La FIG. 36 représente une calotte de noyau anthéridial un peu plus avancé, et en donne une très bonne idée. Tous les chromosomes sont des filaments spiralés de 0,4 μ à 0,5 μ d'épaisseur, formant des vrilles assez régulières de 1 μ environ de largeur. Le noyau végétatif qui accompagne ce noyau est à l'état spiralé représenté dans la FIG. 38.

Les noyaux anthéridiaux donc montrent, aussi bien que les noyaux végétatifs, une spirophase toute aussi formelle que celles des FIG. 12 à 15. Si l'image est plus difficile, cela tient, je pense, surtout à ce que les noyaux sont plus petits, c'est-à-dire moins dilatés, que ceux de la cinèse précédente; mais elle n'est pas moins certaine.

CONCLUSIONS.

Les chromosomes de la télophase homéotypique sont des éléments courts, largement alvéolisés. Les descriptions de GRÉGOIRE et WYGAERTS des télophases du *Trillium* et de l'*Allium* se vérifient ici très exactement. Mais l'alvéolisation qu'ils montrent ne se produit pas au moment même de la télophase, mais date en tout cas de l'intercinèse, et souvent même de la métaphase hétérotypique. L'alvéolisation n'est donc pas ici un processus télophasique.

Les chromosomes de la télophase homéotypique ne paraissent pas montrer la formation de la fibre chromatique spiralée *endogène*, décrite par BONNEVIE, pour l'*Allium*, ni la formation des deux filaments enlacés décrits par DEHORNE.

Les chromosomes du noyau au repos qui fait suite à cette télophase — donc du premier noyau post-maturatif pleinement reconstitué — sont

des filaments excessivement longs, minces, et tordus en spirale. Ils sont disposés en un peloton discontinu, et ne forment pas un réseau. Il parait certain qu'ils ne sont autre chose que les chromosomes de la télophase désalvéolisés, allongés, et contournés en spirale. La phase de « repos » ainsi constituée mérite le nom de « spirophase ». Les chromosomes y demeurent indépendants les uns des autres, quoique réunis par des trabécules transversales qui n'ont pas une importance suffisante pour que l'ensemble mérite le nom de réseau. La description de Bonnevie de cette phase dans l'*Allium cepa* se vérifie ici très bien, si ce n'est que Bonnevie appelle « prophase » (ses fig. 47 et 48) ce que j'ai appelé « mésospirophase » et que je considère comme représentant la phase de « repos » des auteurs. Je n'ai rien vu qui vérifie la description de Dehorne.

On peut distinguer dans la spirophase trois sous-phases. Une « prospirophase », qui montre des restes de chromosomes télophasiques alvéolisés, et en même temps des tronçons de chromosomes allongés et spiralisés. Puis une « mésospirophase », qui ne montre que des chromosomes excessivement allongés, minces et spiralisés, le tout faisant à ce moment l'impression d'une vessie remplie de grains vaguement alignés et réunis par des fils. Finalement une « télospirophase » qui montre des chromosomes en spirale plus courts et plus épais et plus dégagés les uns des autres. A ce moment le noyau ne fait plus l'impression d'un amas de grains, mais d'une grappe de vrilles.

A la télospirophase les chromosomes, qui pendant la mésospirophase étaient à peu près homogènes, se creusent d'une série centrale d'alvéoles tout à fait évidentes, qui grandissent à mesure que les chromosomes s'épaississent. Et puisque la télospirophase prélude immédiatement au spirème prophasique de la prochaine division, il n'y a pas de doute ici que l'alvéolisation ne soit un *processus prophasique*.

Les chromosomes de la télospirophase, se raccourcissant et s'épaississant et perdant leurs spires, passent à l'état de spirème prophasique. A mesure qu'ils le font, leurs alvéoles centrales augmentent de dimensions; et en même temps on voit paraitre dans la couche extérieure des chromosomes de petites alvéoles secondaires. Celles-ci s'arrangent en deux rangées symétriques se faisant vis-à-vis aux extrémités d'un diamètre du cordon central d'alvéoles primaires. Les chromosomes sont alors constitués d'un cordon central d'alvéoles primaires flanqué de deux cordons latéraux d'alvéoles secondaires. A la métaphase le cordon central se déchire selon sa

longueur, et les deux cordons latéraux, mis en liberté, sont distribués entre les deux pôles du fuseau.

Il semble donc difficile de ne pas conclure que la division chromosomique est le résultat d'un processus d'alvéolisation. En ce cas, l'alvéolisation ne serait point un processus télophasique par lequel les chromosomes passeraient à l'état végétatif, mais un aspect du processus même de la division des chromosomes. Et l'alvéolisation qu'on observe aux anaphases et à la télophase ne serait qu'une disposition résiduelle laissée par cette opération.

La télophase suivante se fait exactement comme la précédente. Les chromosomes-filles, toujours alvéolisés, s'agencent en un peloton serré qui simule un réseau, et de là passent par une prospirophase à une mésospirophase essentiellement identique à la mésospirophase précédente. La spirophase n'est donc pas une formation qui soit particulière à la première génération cellulaire post-maturative.

Il ne semble pas que, ni à la télophase ni aux prophases ni à aucun moment de l'existence de ces noyaux, il y ait formation d'un spirème continu. Les chromosomes peuvent à la télophase se souder latéralement les uns aux autres, mais cela d'une façon toute superficielle et sans le moins du monde perdre de leur indépendance.

Ces recherches, tout en venant appuyer d'une part les résultats de GRÉGOIRE et WYGAERTS, et d'une autre part les résultats de JANSSENS et de BONNEVIE, paraissent apporter une donnée quelque peu nouvelle, qui peut se formuler ainsi : il existe des noyaux dont la phase de repos *simule* le *réseau* des auteurs, mais est en réalité une spirophase. Cela veut dire que l'élément nucléinien de ces noyaux pendant le repos est un peloton de chromosomes longs et spiralés, un *spironema*. C'est en somme la doctrine de CARNOY, moins la thèse de la continuité de l'élément nucléinien admise par lui. Ce sera la tâche d'autres travaux de montrer jusqu'à quel point la formation d'un *spironema* pendant le stade de repos est un fait général.

EXPLICATION DES FIGURES.

Toutes les figures sont au grossissement de 1500, sauf la FIG. 13, *qui est à 500.*

PLANCHE I.

FIG. 1. Dyade hétérotypique, fin de métaphase. Série centrale d'alvéoles dans chaque chromosome.

FIG. 2. Calotte d'un noyau en intercinèse, tous les chromosomes contenus dans la coupe étant dessinés. Alvéoles un peu plus grosses, en une série centrale, sauf peut-être en haut à gauche.

FIG. 3. Chromosome d'une intercinèse voisine, peut-être un peu plus avancée (membrane nucléaire bien formée). Alvéoles un peu plus grosses. 0,5 micron au lieu de 0,4.

FIG. 4. Chromosome d'une couronne équatoriale homéotypique, les schizomites en superposition sur le fuseau (celui d'en bas recouvre un peu celui d'en haut). Alvéoles plus grosses, tympaniformes. Indications d'alvéoles secondaires dans les parois.

FIG. 5. Chromosome d'une couronne équatoriale homéotypique voisine. Les schizomites en superposition, réunis encore par une rangée centrale d'alvéoles primaires. Alvéoles tympaniformes, aspect général scalariforme.

FIG. 6. Couronne polaire homéotypique. Plus de la moitié des chromosomes de la couronne ont été dessinés. Tous les chromosomes nettement alvéolisés, pour la plupart selon le type scalariforme. Les deux chromosomes de gauche nettement tordus sur eux-mêmes. Sur le chromosome le plus à droite, de petites épines, débris des alvéoles centrales du chromosome-mère.

FIG. 7. Télophase homéotypique. Membrane nucléaire bien formée sur les faces polaires, imparfaitement sur les faces antipolaires. Chromosomes tous à bouts libres, orientation en couronne bien conservée, les bouts libres souvent soudés à la

membrane nucléaire. Chromosomes largement alvéolisés. Les alvéoles pour la plupart en une seule série centrale, mais par places apparemment en deux séries. Entre les chromosomes, des trabécules transversales. Le fuseau montre une plaque nucléaire pas encore divisée. Nucléole pas encore formé.

FIG. **8.** Télophase homéotypique un peu plus avancée, noyaux dilatés. Alvéoles des chromosomes plus grosses, souvent en zig-zag ou en série double. Bouts libres, souvent soudés à la membrane nucléaire; point de suggestion de la formation d'un spirème continu. Les chromosomes en train de s'allonger et devenant sinueux. Orientation en couronne conservée. Plaque nucléaire en train d'être résorbée.

FIG. **9.** Télophase homéotypique avancée. Prospirophase. Nucléole récemment formé. En bas, des chromosomes encore alvéolisés, tordus sur eux-mêmes. A gauche et en haut des filaments chromosomiques spiralés, pâles.

FIG. **10.** Télophase au même stade que celle de la FIG. **9**, noyau coupé obliquement. En haut, des chromosomes encore courts et alvéolisés; en bas des spirales chromosomiques.

FIG. **11.** Prospirophase plus avancée (passage à la mésospirophase). Le noyau ne contient vraisemblablement plus que des chromosomes allongés et spiralés, sauf aux endroits marqués *a* et *b*, qui représentent vraisemblablement des chromosomes encore alvéolisés étroitement enroulés sur eux-mêmes.

FIG. **12.** Mésospirophase, vue équatoriale (orientation en couronne encore reconnaissable). Tous les chromosomes à l'état de vrilles. Quelques-uns montrent un reste d'alvéolisation.

FIG. **13.** Noyau en mésospirophase, grossissement faible (× 500). Aspect général d'une vessie remplie de grains vaguement alignés.

FIG. **13**bis. Le même noyau × 1500. On voit que les « grains » de la figure précédente ne sont que des coupes optiques des spires des chromosomes. Chromosomes en spirales très régulières. Plus d'alvéolisation visible. Les chromosomes paraissent par places courir par paires: effet de superposition optique.

FIG. **14.** Mésospirophase, vue à peu près polaire.

FIG. **15.** Mésospirophase, vue polaire. En *a* et *b*, une apparence rappelant les « arcs de cercle » décrits par GRÉGOIRE; effet optique.

FIG. **16.** Télospirophase. Chromosomes raccourcis, épaissis; débuts de la nouvelle alvéolisation (surtout à gauche et en haut). *a*, *b*, *c*, *d* et *e* sont des bouts libres certains; les autres discontinuités peuvent être dues à des sections par le rasoir. *a* et *b* sont les deux bouts d'un même chromosome.

FIG. **17.** Un chromosome d'un noyau voisin, même stade. Chromosome en anse, plus mince au sommet, comme celui marqué *a* et *b* de la FIG. **16**.

FIG. **18.** Deux portions de chromosome, même stade. En bas elles ont été tranchées par le rasoir, et peuvent l'avoir été en haut. A gauche, trabécules reliant les spires entre elles. Indices d'alvéolisation.

FIG. **19.** Télospirophase un peu plus avancée. Alvéolisation évidente partout. Orientation en couronne évidente. Il y a trois chromosomes dans la coupe, tous certainement à bouts libres.

FIG. **20.** Télospirophase plus avancée, alvéoles plus abondantes et plus grosses.

FIG. **21.** Fin de la télospirophase, passage au spirème. Chromosomes très raccourcis et épaissis. Orientation en couronne conservée. Bouts libres évidents. Alvéoles grossies, sphériques ou ovales. A noter la grande longueur des chromosomes *b* et *f*, qui doivent avoir plus de 40 μ de longueur.

FIG. **22.** Spirème. Chromosomes raccourcis, épaissis, fortement alvéolisés A première vue, et avec des grossissements faibles ou moyens, ce spirème paraît parfaitement continu, mais à l'analyse montre une douzaine de bouts libres.

FIG. **23.** Spirème plus avancé, à première vue paraissant continu, mais à l'analyse montrant une douzaine de chromosomes discontinus. Alvéoles très nombreuses et grosses, le plus souvent en série centrale unique, par places en série double.

FIG. **24.** Chromosome d'une couronne équatoriale. Une série centrale d'alvéoles primaires (imparfaitement visibles parce que le chromosome est fortement tordu sur son axe); et deux cordons latéraux montrant chacun une série d'alvéoles secondaires. Toutes les alvéoles sphériques, les secondaires plus petites que les primaires.

FIG. **25.** Chromosome équatorial. Alvéoles primaires (centrales) en tambour, donnant un aspect scalariforme; alvéoles secondaires (périphériques) sphériques, beaucoup plus petites. Le tout tordu.

FIG. **26.** Chromosome équatorial. A droite, alvéoles centrales et alvéoles périphériques; ailleurs, alvéoles centrales seulement, celles-ci largement confluentes.

FIG. **27.** Chromosome équatorial; alvéoles centrales, et périphériques. A droite, section tangentielle du rasoir, qui a enlevé le sommet d'un petit coude, à comparer avec le bout naturel à gauche.

FIG. **28.** Deux bouts de chromosomes équatoriaux. A gauche, cordons latéraux bien établis, alvéolisés, le tout tordu sur son axe. Alvéoles des cordons latéraux devenues elliptiques par suite de la torsion, de sorte que les cordons peuvent donner l'impression d'être composés de deux fibres tordues ensemble. De même pour le bout à droite

FIG. **29.** Quatre chromosomes d'une couronne équatoriale pas complètement régularisée. En *a*, *b*, *c* et *d* des bouts vus de profil; la terminaison au-dessous de *b* est une section du rasoir; au centre, à droite et en bas, des bouts retroussés vus en coupe optique. Cordons latéraux presque libres. En *d* et en dessous de *b* les cordons latéraux montrent deux rangées d'alvéoles secondaires par places.

PLANCHE II.

FIG. **30.** L'anaphase suivante. Tous les chromosomes montrent une rangée centrale d'alvéoles sphériques ou cylindriques, et quelques-uns montrent aussi de petites alvéoles périphériques. Chromosomes plus ou moins tordus, surtout à droite.

FIG. **31.** Calotte mince d'une télophase. Cinq (ou six?) chromosomes, sinueux ou en boucle. Alvéolisation toujours visible.

FIG. **32.** Télophase plus avancée. Chromosomes fortement alvéolisés, tous à bouts libres. A droite, alvéoles très minces vers l'extérieur et collées à la membrane nucléaire. Trabécules interchromosomiques.

FIG. **33.** Télophase plus avancée. Chromosomes dilatés, trabécules interchromosomiques très évidentes. Le noyau supérieur est coupé tangentiellement.

FIG. **34.** Grain de pollen en spirophase. Noyau végétatif en haut, noyau anthéridial en bas. Détail des noyaux incertain, à cause de l'épaisseur de la coupe.

FIG. **35.** Calotte mince d'un noyau anthéridial au même stade. Tous les chromosomes certainement à l'état de spirales minces. A gauche et en haut contact de deux chromosomes, donnant l'illusion d'un seul chromosome alvéolisé.

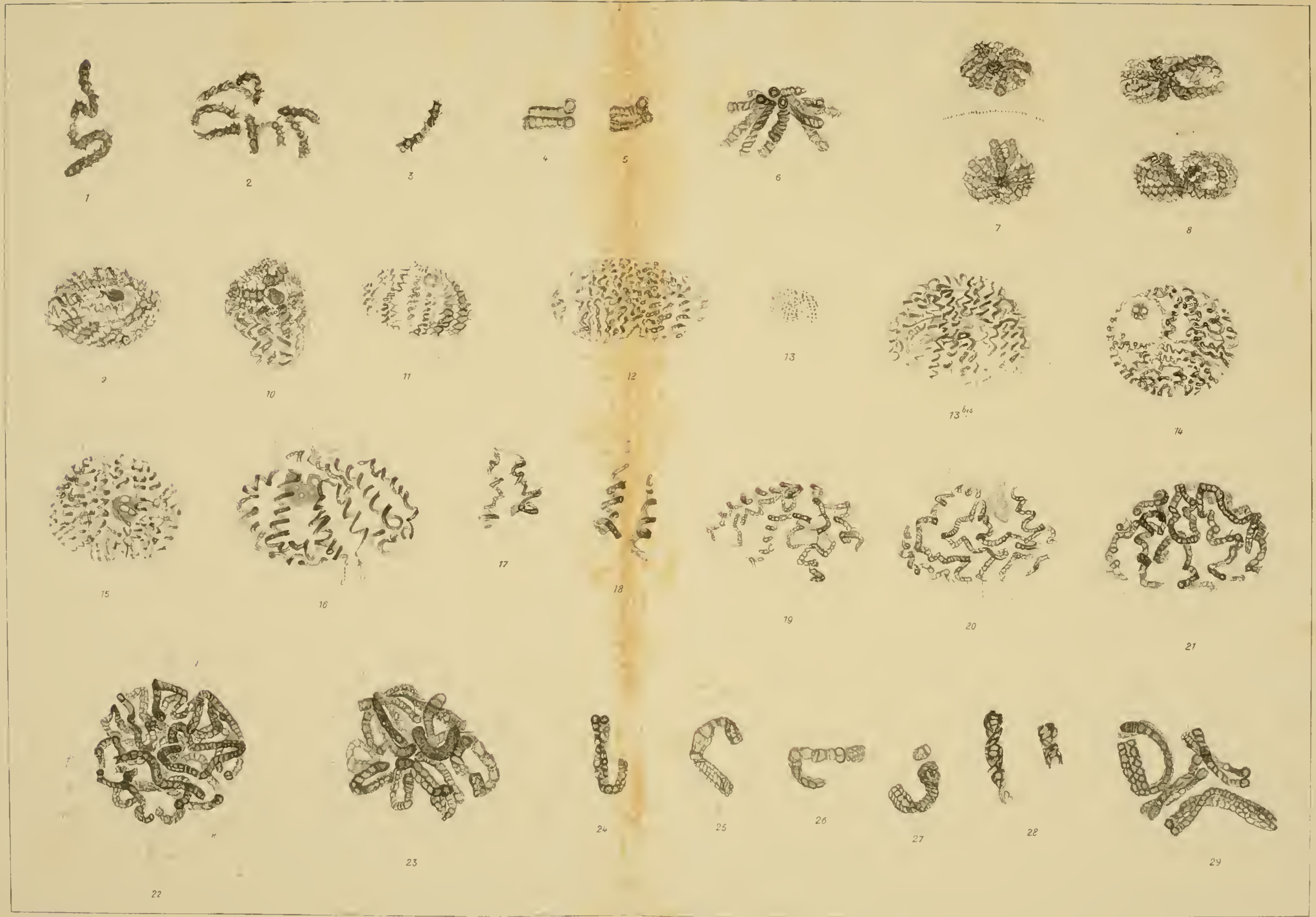
FIG. **36.** Autre étude d'un noyau anthéridial au même stade. Apparence d'un réseau, la coupe étant un peu plus épaisse, mais il est certain que le noyau ne contient que des chromosomes spiralisés indépendants. Peu ou point de trabécules interchromosomiques.

FIG. **37.** Calotte mince d'un noyau végétatif au stade de celui de la FIG. **34**. Les chromosomes marqués *a*, *b*, *c* et *d* sont certainement spiralisés, mais pour le reste du noyau la chose est incertaine.

FIG. **38.** Noyau végétatif plus avancé. Mésospirophase. Tous les chromosomes certainement à l'état de spirales fines.

FIG. **39.** Noyau (syncaryon de 4 noyaux) d'une cellule de la dernière génération des cellules du tapetum. Mésospirophase du repos. Ces noyaux ne se divisant plus, cette figure ne peut pas être une prophase.

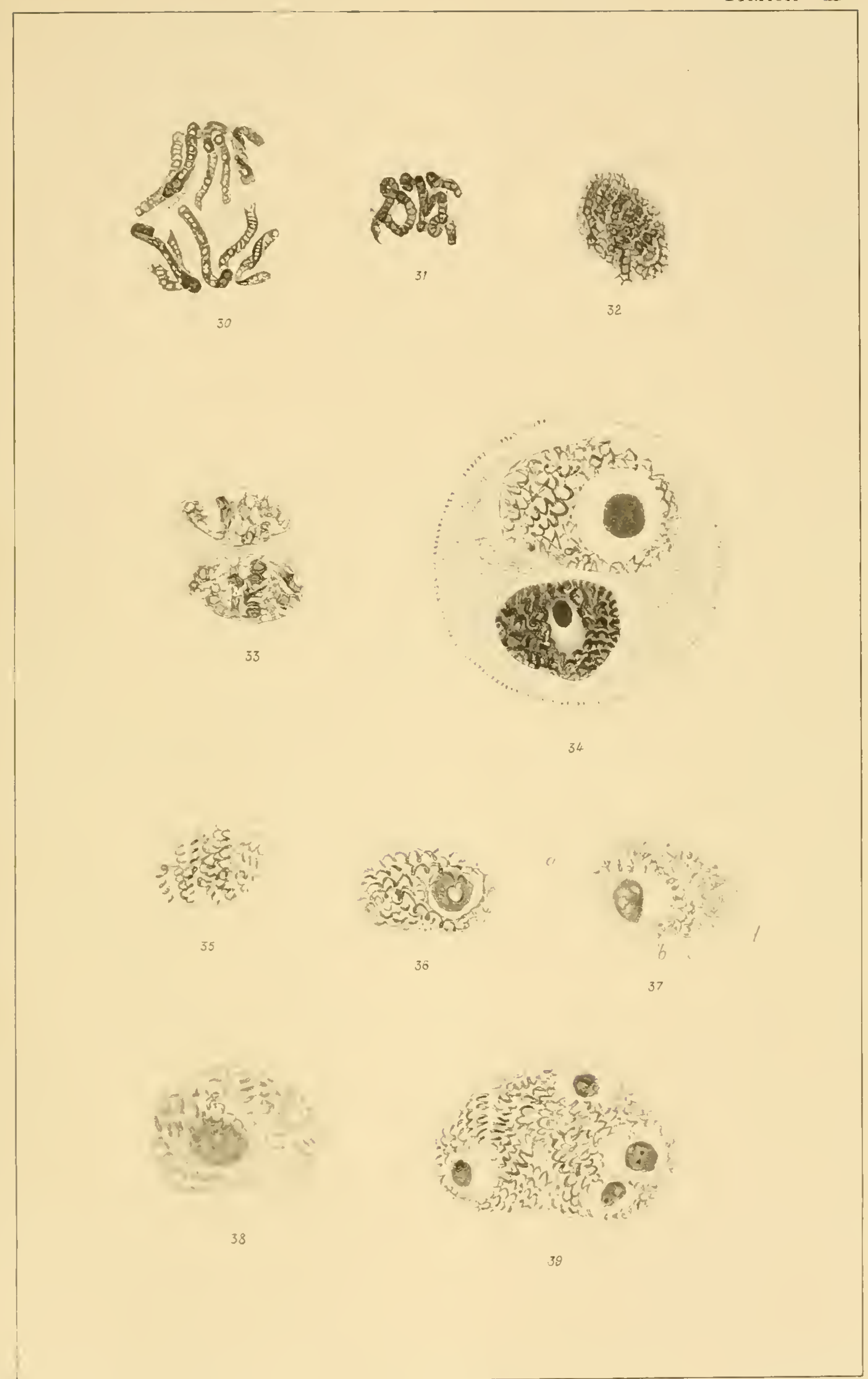
Planche I.



A. Bolles Lee ad nat. del.

Imp. Giele, Louvain

J. Singelée lith Brux



A Bolles Lee ad nat. del.   Imp. F. Giele, Louvain   J. Singelée, lith.

Contribution à l'étude de l'Ovogénèse

dans

L'ASCARIS MEGALOCEPHALA BIVALENS

PAR

A. DE SAEDELEER,

PROFESSEUR A LA FACULTÉ DES SCIENCES, NAMUR.

(INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. V GRÉGOIRE.)

(Mémoire déposé le 1 novembre 1912.)

CONTRIBUTION A L'ETUDE DE L'OVOGÉNÈSE

DANS L'ASCARIS MEGALOCEPHALA BIVALENS.

INTRODUCTION.

Dans son premier mémoire concernant « les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes » (05), M. le professeur GRÉGOIRE, résumant les opinions divergentes dans la question toujours ouverte de la structure et de l'origine des tétrades de l'*Ascaris megalocephala*, ajoutait que des observations personnelles lui avaient montré dans les figures de cet objet « plusieurs aspects fort difficiles à interpréter », et il estimait en conséquence que « des recherches nouvelles sont tout à fait nécessaires ».

Ce n'est pas que les cytologistes se fussent fait faute d'aborder le problème et d'en tenter la solution. Depuis VAN BENEDEN (83), nombreux sont les auteurs qui ont publié les résultats de leurs études sur l'ovogénèse et surtout la spermatogénèse de l'animal. Successivement ce furent, pour ne citer que ceux qui traitèrent la question ex professo, VAN BENEDEN et JULIN (84), NUSBAUM (84), CARNOY (86 et 87), BOVERI (87 et 88), HERTWIG (90), BRAUER (92), CARNOY et LEBRUN (97), SABASCHNIKOFF (97), MOSZKOWSKI (02), MONTGOMERY (04), BOVERI (04), TRETJAKOFF (04), GRIGGS (06), BORING (10), SCHOONJANS (10), BLANCKERTZ (11).

Tant d'efforts ont sans doute apporté dans la discussion bien des éléments précieux et toujours plus complets. Toutefois, la conclusion qu'émettait M. le professeur GRÉGOIRE en 1905, à la suite de l'analyse du dernier mémoire alors paru de TRETJAKOFF, nous paraît garder encore maintenant son actualité : « Les recherches de TRETJAKOFF », écrivait-il — et nous pouvons en dire autant des recherches ultérieures, — « montrent que l'*Ascaris*

« n'était pas encore suffisamment étudié, mais elles ne nous semblent pas « élucider définitivement cet objet difficile ». Cette conclusion doit même être celle qui se dégage de l'étude que nous publions aujourd'hui, nous voulons le dire dès l'abord, et le titre seul du présent travail indique suffisamment que nous ne nous flattons pas d'offrir au lecteur une solution définitive. Nous dirons plus loin les résultats appréciables pourtant auxquels nous a mené un travail méthodique, ainsi que les raisons qui en ont décidé la publication.

C'est en 1886 que Carnoy décrivit les tétrades de l'*Ascaris* comme constituées chacune d'un groupe quaterne de bâtonnets allongés, juxtaposés en faisceau. Boveri émit le premier l'opinion qu'elles se partagent, à la première cinèse, en deux dyades, tandis qu'à la seconde chacune de celles-ci se dédouble à son tour en ses éléments. « S'il en est bien ainsi, on voit » — c'est M. le professeur Grégoire encore qui le fait remarquer et qui souligne (¹) — « on voit que le sens des deux cinèses dépend *uniquement* de « l'origine et du mode de formation des tétrades elles-mêmes et que, par « conséquent, l'on ne peut pas, dans cet animal, étudier la seconde période « des cinèses de maturation séparément de la première ».

C'est pour avoir négligé ce préliminaire indispensable que certains auteurs dans l'étude des cinèses de l'*Ascaris* enlèvent à leur interprétation une garantie sérieuse, ou même ont versé parfois dans des descriptions s'écartant de la réalité des faits.

Pour éviter ces inconvénients et ces erreurs nous nous étions donc proposé tout d'abord une étude aussi complète et consciencieuse que possible de l'ovogénèse dans sa première période, c'est-à-dire de tous les phénomènes qui se succèdent depuis le repos postgonial jusqu'à la diacinèse et l'édification des chromosomes définitifs de la première figure. Nous y étions d'autant plus encouragé que certains aspects, observés dès le début, nous faisaient entrevoir l'espoir de retrouver dans la suite la série entière des stades caractéristiques de l'étape synaptique et paraissaient même faire rentrer le processus du développement ovocytaire de l'*Ascaris* dans le type à pseudoréduction parasyndétique, commun à bon nombre d'objets végétaux et animaux.

Nous nous proposions ensuite d'entamer à nouveau l'étude de la seconde période, depuis la mise au fuseau des chromosomes diacinétiques

(¹) Mémoire de 1905, page 328.

jusqu'à la fin de la seconde cinèse. Enfin l'ensemble du travail serait complété, et contrôlé tout à la fois, par une revue plus rapide de la spermatogénèse, déjà mieux étudiée jusqu'ici.

Certes, le plan était vaste. L'avenir devait se charger de nous démontrer qu'il était quelque peu présomptueux et que l'*Ascaris* est bien en cytologie un des objets qui se prètent le plus difficilement à l'interprétation. En dépit de longs et patients efforts, seule l'étude de la première période de l'ovogénèse a pu être réalisée. Là même nos observations ne nous permettent encore que des conclusions, importantes sans doute, nous le disions plus haut, mais cependant incomplètes, les circonstances nous ayant forcé à remettre à plus tard, s'il y a lieu, un complément de recherches et l'examen des autres points du programme que nous nous étions tracé.

Tel qu'il est, nous voulons cependant publier notre travail parce qu'il nous permet de présenter dès maintenant au lecteur une *sériation assez complète*, *parfaitement objective* et comprenant un *grand nombre d'aspects entièrement nouveaux*. De plus, nos conclusions mettent en évidence, comme nous le préciserons dans ces pages, ce que nous appellerions volontiers les *moments critiques* de l'évolution nucléaire chez l'*Ascaris*, et soulignent avec précision certains points qui devront nécessairement fixer l'attention dans les recherches ultérieures. Enfin, si, devant la multiplicité déroutante des aspects rencontrés, il nous a fallu émettre une explication d'ensemble que nous ne pouvons présenter qu'à titre d'hypothèse solidement fondée, nous croyons cependant être en droit de penser que les cytologistes trouveront dans notre travail un guide sûr et des indications précieuses dans la poursuite d'une étude d'un aussi grand intérêt.

Il nous faut ajouter que c'est pour nous un impérieux devoir de gratitude d'exprimer ici à M. le professeur Grégoire nos remerciements profondément sentis pour l'infatigable et toujours aimable dévouement avec lequel il a bien voulu suivre notre travail et plus d'une fois encourager chez nous une persévérance que récompensaient mal les difficultés du sujet.

MÉTHODES TECHNIQUES.

Avant d'aborder l'exposé de nos observations, le lecteur nous permettra de nous étendre quelque peu sur le détail des tâtonnements par lesquels nous avons passé au cours de nos recherches et qui nous ont conduit fina-

lement à l'emploi d'une *technique*, longue et laborieuse sans doute, mais *absolument indispensable*, parce qu'elle présente seule, on s'en convaincra facilement, des garanties suffisamment sûres pour la solution du problème délicat où nous nous engagions.

Le matériel nous était envoyé de l'abattoir communal aussitôt après l'abattage du cheval parasité, toutes les précautions étant prises d'ailleurs pour éviter tout refroidissement capable d'altérer les éléments à étudier. Les animaux, gardés ainsi à la température de leur milieu normal, étaient immédiatement déposés un à un dans une cuvette à dissection remplie d'eau physiologique chauffée à 35° environ et fendus sur toute la longueur du tégument d'un coup de ciseau, rapide mais prudent, afin de ne léser aucune partie des organes internes. Les lèvres de la fente écartées, nous détachions à ses deux extrémités le conduit digestif, ainsi que l'extrémité du vagin et nous saisissions avec la pince toute la masse de l'appareil intestinal et sexuel pour la plonger aussitôt dans le liquide fixateur. Les manipulations diverses de fixations terminées et les pièces ramenées à l'alcool à 80°, nous procédions dans ce même milieu au démêlage du peloton fort enchevêtré constitué par les deux branches de la gonade. Opération fort difficile, où les branches, rendues plus ou moins friables par le fixateur, se rompaient aisément de façon à ne plus permettre le repérage des tronçons.

Nous prîmes donc tout d'abord simplement dans l'un ou l'autre ovaire, à des niveaux successifs de développement, des segments assez longs, arbitrairement définis, pour les enrober séparément, chacun dans son entier, en une petite masse pelotonnée dans un bloc de paraffine.

Nos préparations, où une foule de coupes de différents niveaux se trouvaient ainsi mélangées, nous montrèrent des aspects fort intéressants, il est vrai, et au moyen desquels on aurait pu à la rigueur se créer une sorte de sériation; mais, à y regarder de plus près, certains de ces aspects, comparés avec d'autres, prêtaient à plus d'une incertitude sur l'interprétation, la continuité et la situation respective des stades observés. Il était d'ailleurs très probable que le fait d'avoir prélevé nos segments sur des ovaires différents devait créer des confusions. Pour établir avec quelque sûreté la continuité des figures chromosomiques, la nécessité d'une *méthode plus serrée* s'imposait.

Nous essayâmes alors de prélever sur toute la longueur d'une *même* branche ovarique cette fois, de 10 en 10 centimètres environ, de petits segments de *2* à *3* centimètres de longueur, dont la position demeurait soi-

gneusement repérée au cours de toutes les manipulations. Un débit aussi méthodique du tube ovarique devait suffire, nous semblait-il, à combler toutes les lacunes et à permettre une étude complète de la sériation des stades.

La série nouvelle, encore qu'incomplète par suite de perturbations accidentelles dans les derniers segments, éclaira bien quelques aspects déjà observés, mais posa à son tour de nouveaux problèmes et surtout décela dans les stades de début des lacunes évidentes. Plus de prudence et de méthode encore permettraient seules d'aboutir, si la chose était possible.

Une nouvelle série constituée de petits segments, prélevés cette fois de 5 en 5 centimètres, toujours bien repérés, révéla malheureusement un objet atteint de trop d'altérations pour qu'il pût se prêter à des observations concluantes.

Tous nos essais n'avaient guère servi jusqu'ici qu'à nous persuader de plus en plus de la complexité déconcertante de la question et de la nécessité absolue de *ne laisser aucune partie de l'ovaire sans une exploration méthodique et aussi complète que possible.* C'était aller au devant d'un travail long et méticuleux. D'autre part nous avions retiré de nos précédentes manipulations cette autre conviction qu'au point de vue de la netteté des figures et de leur bonne observabilité, les animaux non encore fortement et solidement développés devaient être défavorables.

Nous nous mimes alors tout de bon à constituer une série de préparations *présentant toutes les garanties* que nous souhaitions. Nous eûmes donc soin tout d'abord de nous procurer des animaux ayant atteint vraisemblablement leur complet développement. Les individus mesuraient de 31 à 35 centimètres avec un diamètre d'environ 1 centimètre dans la région du tiers moyen. Les manipulations de dissection, de fixation et de démêlage de l'appareil sexuel furent du reste celles que nous avons exposées. Dans l'ovaire choisi chacune des branches atteignaient à peu près 3 m. 50 de longueur. Chacune aussi fut débitée, depuis l'extrême bout aveugle jusqu'au niveau de l'utérus, en segments d'un peu plus d'un demi-centimètre (7 millimètres environ). *Tous ces segments furent enrobés séparément, leur situation respective dans l'organe demeurant exactement repérée au cours de toutes les manipulations de l'enrobage et du montage des coupes.* De la série d'enrobage ainsi obtenue, comprenant jusqu'à 490 numéros pour une seule branche, furent montés et colorés pour l'observation, d'abord tous les segments de deux en deux, puis, à mesure que l'étude des préparations déjà

faites en suggérait le besoin ou l'utilité, de nombreux segments intermédiaires.

Nous eûmes ainsi à notre disposition, d'abord une série de préparations vraiment complète et suivie, de toute une branche de l'ovaire; ensuite une seconde série, également suivie, mais qu'un accident malencontreux ne nous permit pas d'utiliser au-delà de la zone de début du grand accroissement des ovocytes, comme nous le spécifierons plus tard. D'ailleurs cette seconde série parut accuser à l'observation un état pathologique plus ou moins prononcé, n'affectant toutefois qu'un nombre restreint des éléments de la zone ovocytaire initiale. Nous n'avons donc fait appel aux aspects rencontrés dans cette seconde série que subsidiairement et sous réserve de contrôle avec les aspects fournis par la première.

Si nous nous sommes étendu un peu longuement sur ces manipulations, fastidieuses souvent et exigeant beaucoup de temps et des précautions méticuleuses, c'est parce que nous nous sommes convaincu — et nous voulons insister sur cette observation — que *cette méthode si longue est seule à même de fournir une base suffisamment certaine* à des déductions théoriques. Encore faudrait-il qu'elle puisse être appliquée à un *certain nombre* de types pris dans des conditions variées de milieu, etc. Le temps nous a manqué, par suite des circonstances, pour pousser aussi loin ces expériences.

Au cours d'essais successifs le matériel avait été fixé soit au formol acéto-picrique de Bouin, soit au liquide chromo-acéto-osmique de Flemming, ou encore au sublimé acétique de Carnoy (solution VII), quelquefois aussi au sublimé acéto-potassique de Zenker. Cette dernière solution, qui a sur l'objet une action trop brutale, nous semble-t-il, et le liquide de Flemming qui le rend trop friable au point d'empêcher le démêlage méthodique, ne nous ont guère paru de quelque utilité. Les solutions au sublimé ont donné des résultats assez divers, tout en fournissant de ci de là, dans des conditions que nous ne saurions déterminer, des images d'une finesse remarquables. C'est la liqueur de Bouin qui nous a paru après tout préférable. Sans brusquer la fixation, elle s'est montrée bien pénétrante et ne causant pas de rétractions sensibles. Cest pourquoi nous avons de préférence employé ce fixateur dans la préparation de notre matériel. Nous avons fait les enrobages tantôt à l'huile de cèdre, tantôt par le procédé plus

rapide de Carnoy, avec le chloroforme et le xylol comme dissolvants. Dans l'emploi de la première méthode les pièces séjournaient dans le mélange d'huile de cèdre et d'alcool absolu, à parties égales, pendant deux heures, dans l'huile pure pendant douze, dans le mélange huile-paraffine à 35° pendant quatre, enfin dans la paraffine fondue pendant deux autres heures. — En appliquant la méthode de Carnoy, le séjour des objets dans le mélange chloroforme-paraffine à 35° s'est prolongé ordinairement pendant huit à neuf heures et dans la paraffine fondue de dix à quinze minutes seulement. Si la première méthode permet d'éviter certaines altérations dues à un séjour parfois trop prolongé des pièces dans le chloroforme, les résultats obtenus ne semblent pas bien différents de ceux que donne le procédé de Carnoy judicieusement appliqué.

Les coupes ont été toutes pratiquées à l'épaisseur de 5 μ, à part quelques rares segments débités à 7 1/2 μ. Au cours du débit, l'orientation des petits segments a été faite le plus souvent qu'il était possible suivant toute la longueur du segment, ce qui permettait de déceler à l'observation les modifications d'aspect dans les ovocytes entre les deux extrémités du segment. Dans les cas où, par suite de la torsion naturelle d'un segment, l'orientation longitudinale n'était pas possible, le microtome rotatif Minot, que nous avons exclusivement employé, permettait de débiter avec une régularité parfaite le bloc d'enrobage en un long ruban de coupes continues et assurait par le fait une sériation fort aisée de celles-ci.

Nous voulûmes aussi dès le début diversifier, dans un but de contrôle, nos méthodes de coloration. A vrai dire cependant, à part quelques essais au carmin, à la safranine, au vert de méthyle, etc., se prêtant mal à l'analyse délicate, nous n'avons fait usage que de l'hématoxyline au fer de Heidenhain, utilisée pour la quasi totalité des coupes, et parfois, pour le contrôle de quelques aspects, de l'hématoxyline Delafield, dont la coloration plus diffuse corrige certaines exagérations de la coloration ferrique trop poussée et remplace en même temps les colorants plasmatiques. En fait de colorations doubles, nous avons souvent associé à l'hématoxyline soit l'éosine, soit le rouge-Congo.

En terminant cet exposé, nous insistons une fois encore sur la technique méticuleuse à laquelle nous avons eu finalement recours. Bien des mécomptes et des constatations auxquelles nous avons abouti au cours de notre travail, nous en ont démontré à toute évidence l'*absolue nécessité pour toute étude ultérieure de l'Ascaris.*

OBSERVATIONS GÉNÉRALES.

L'anatomie de l'appareil sexuel est trop connue pour qu'il y ait lieu de nous y arrêter ici. Quelques remarques seulement serviront à préciser certains points de détail.

Avec la généralité des auteurs, nous distinguons dans chacune des branches de la gonade femelle trois grandes régions, correspondant aux différentes étapes du développement des cellules sexuelles : la région de *multiplication ovogoniale*, la région d'*accroissement ovocytaire* et la région des *cinèses maturatives* proprement dites.

La région des phénomènes de *multiplication ovogoniale* s'étend, dans le type que nous avons sérié, depuis l'extrémité aveugle de la branche sexuelle jusqu'à un niveau situé aux environs de notre 20me segment, c'est-à-dire approximativement jusqu'au 14me centimètre (1).

Les cellules ovogoniales, de dimensions variées, sont généralement occupées presque tout entières par le noyau entouré seulement d'une assez mince couche de protoplasme. Le rachis, d'abord absent dans la région aveugle du tube, ne tarde pas cependant à s'accuser, dans les coupes, sous forme de lames ou traînées s'insinuant au sein de l'amas des cellules, sans toutefois dessiner encore nettement les loges interrachidiennes, qui apparaissent clairement dans la région suivante. Comme d'autres auteurs l'ont observé, nous constatons que les stades de division goniale sont plutôt rares; ceux que nous avons rencontrés sont généralement des métaphases, la figure fusoriale avec les chromosomes à l'équateur étant d'ailleurs parfaitement apparente. Les aspects télophasiques font, semble-t-il, complètement défaut dans nos préparations. Bon nombre d'aspects de division montrent des chromosomes nettement épineux, en même temps qu'apparaît, plus ou moins accusée, leur division longitudinale suivant une fente interrompue parfois encore par de multiples travées, FIG. 1, 2 *a* et *b*, 3 *a* et *b*, 4 *a* et *b*, 5 *a* et *b*.

Mélangés aux cellules ovogoniales se rencontrent, dans toute cette région, des corps de forme variable et prenant fortement la coloration. Ce sont les « corpuscules résiduels » de VAN BENEDEN, en réalité des ovogonies en dégénérescence. Outre diverses formes de transition, que nous y avons observées, entre les ovogonies et les « corpuscules », plusieurs aspects de

(1) Nous rappelons que les segments que nous avons découpés dans la branche ovarique mesurent sensiblement 7 millimètres.

ceux-ci simulent des tétrades précoces fortement empâtées par la coloration. La véritable signification de ces corpuscules avait du reste été signalée depuis longtemps.

La deuxième région, *région d'accroissement*, peut se diviser, comme l'a fait observer GRÉGOIRE (08), en deux sous-régions, la première correspondant à l'étape des phénomènes de prophase avec accroissement limité de l'ovocyte, la seconde comportant une étape où, les phénomènes prophasiques s'interrompant, les ovocytes prennent un « grand accroissement » avec dépôt d'enclaves, tandis que le noyau passe à l'état de « vésicule germinative ».

La première sous-région s'étend jusqu'aux environs des segments 40-42 (centimètre 29). Dans cette portion du tube ovarien à partir du segment 23, le développement du rachis a amené, en section transversale, d'abord, la formation de loges interrachidiennes nettement dessinées, au nombre de quatre, parfois cinq, bourrées de cellules, ensuite la structure pyramidale allongée des ovocytes. Dans une coupe transversale ceux-ci vont bientôt occuper (cela devient surtout clair à partir des segments 100-105) une disposition rayonnante autour d'un massif rachidien central où aboutissent les sommets des pyramides, tandis que les noyaux émigrés à la partie basale occupent la périphérie du tube ovarien en une rangée circulaire.

La seconde sous-région s'étend jusqu'aux segments 420-424 (centimètre 295), où apparaissent enfin les premières mises au fuseau des tétrades; celles-ci se sont du reste nettement accusées une vingtaine de segments plus tôt (segment 406). Cette seconde sous-région comprend donc la portion de loin la plus longue du tube sexuel et indique par le fait même une période de grand accroissement de durée considérable. C'est à partir du segment 418 que s'observent les curieuses modifications de la paroi de l'oviducte déjà décrites par VAN BENEDEN. Ces modifications coïncident avec un nouveau changement de forme des ovocytes; ceux-ci deviennent à ce niveau ovoïdo-sphériques, ils se détachent du rachis et s'individualisent, tandis qu'en même temps s'édifie leur membrane vitelline.

La troisième région, comprenant le reste de l'appareil sexuel jusqu'à l'extrémité du vagin, est demeurée, nous l'avons dit, par suite des circonstances, en dehors du cadre de cette étude.

DIVISION DU TRAVAIL.

Nous nous proposons, dans un premier chapitre, de décrire les différents aspects de la figure chromatique observés dans les noyaux des cellules goniales et cytaires au cours de leur évolution. Cette description a été ramenée à celle d'*une série de types nucléaires* que nous rangeons dans un ordre purement matériel, celui précisément où ils se rencontrent dans nos coupes, sériées ainsi que nous l'avons exposé dans la première partie. En descendant le conduit ovarique à partir de son extrémité aveugle, nous rencontrerons donc successivement les différents types décrits dans ce premier chapitre.

La simple localisation successive de ces divers aspects ne constitue pas nécessairement toutefois une véritable sériation. Une première observation suffirait déjà à nous mettre en garde contre une erreur possible : c'est que bien souvent, nous dirions volontiers presque toujours, les zones où se rencontrent les types décrits ne s'accusent pas avec une netteté bien tranchée; ces zones se compénètrent, au contraire, celles des aspects du début surtout, encore que cette compénétration se produise sur un mode qui rend possible de déterminer à un niveau donné la prédominance d'un type nouveau et la disparition de types antérieurs. — Une autre remarque doit nous rendre plus prudent encore et nous empêcher de nous arrêter à une sériation purement locale. Dans la série de nos coupes, il nous a paru parfois à l'observation voir surgir brusquement des aspects fort semblables à ceux qu'avaient déjà montrés les coupes d'un niveau précédent. Tout un groupe de cellules semblait, à première vue, accuser en ce moment comme un retour en arrière au milieu du développement normalement poursuivi jusque-là. Le fait, s'il était vrai, pouvait s'expliquer tout au moins, étant donnée une certaine périodicité dans le fonctionnement cinétique des cellules-mères, par un ralentissement de l'évolution d'une génération donnée d'ovogonies, en rapport avec des phénomènes particuliers de trophisme ou d'autres encore relevant du parasitisme de l'animal.

La possibilité du *chevauchement de certains stades* dans le tube ovarique ne peut donc être exclue *a priori*. C'est entre autres pour ce double motif qu'après avoir décrit les types nucléaires suivant une sériation purement objective, c'est-à-dire suivant l'ordre même dans lequel nous les avons rencontrés dans l'ovaire, nous nous efforcerons dans un second chapitre

d'établir par l'étude interne des aspects eux-mêmes leur vraie sériation, sans nous défendre toutefois de corroborer celle-ci, lorsqu'il y a lieu, par la localisation propre des aspects analysés. Dans un troisième chapitre, nous nous efforcerons de rechercher les homologies entre notre sériation pour l'*Ascaris* et celle qui est maintenant classique pour tant d'objets. Cela nous permettra de proposer au lecteur, dans un dernier chapitre, une interprétation dont la difficulté s'est plus d'une fois affirmée au cours de nos observations.

Chapitre I.

Description des types nucléaires.

Avant d'aborder cette description, nous désirons avertir le lecteur que dans l'emploi de certaines dénominations par lesquelles nous caractérisons les types observés, nous ne prétendons attacher à celles-ci, dans ce chapitre qu'une signification purement descriptive, en dehors de toute interprétation, encore prématurée à cet endroit.

Type A. Noyaux à bandes alvéolisées.

Fig. 6, 7, 8, 9, 10.

Dans nos préparations se rapportant aux premiers segments de l'ovaire (1-22) se rencontrent dès le début des noyaux à bandes chromatiques irrégulières, assez larges, dans lesquelles s'observent des traces nombreuses et nettes d'alvéolisation, fig. 6, 7, 8, 9.

Dans les bandes ainsi creusées, la chromatine se distribue autour des alvéoles sur des travées d'épaisseur fort variable et parfois si ténue que certaines portions de ces bandes semblent s'amincir à première vue et présentent alors un aspect sinueux comparable à une série plus ou moins étendue de spirales, fig. 8. Ailleurs ces bandes chromatiques apparaissent constituées, semble-t-il d'abord, par un entrelacement de deux filaments à parcours sinueux, fig. 9, alors qu'en réalité l'analyse révèle qu'il s'agit d'un système unique résultant d'une bande creusée par une série d'alvéoles dont les parois d'épaisseur inégale constituent, soit d'un bord à l'autre de la bande, soit dans les contours latéraux, des arches fortement épaissies ou des membranes fort ténues.

Type A'. Noyaux à filaments sinueux.

FIG. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21.

A côté du type que nous venons de décrire et dès le début de la même région, on trouve de nombreux noyaux dont la caractéristique est marquée par l'existence de filaments moins larges que les bandes du type précédent, mais d'épaisseur cependant assez notable et qui, grâce à des contours sinueux, rappellent encore, mais cette fois dans la presque totalité de leur parcours, cet aspect de spirales déjà signalé dans certaines portions des bandes du type précédent, FIG. 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 19, 20, 21.

Ces filaments sont à bords lisses et leur distribution au sein de l'enchylème nucléaire ne trahit pas un arrangement spécialement ordonné; tout au plus pourrait-on signaler de-ci de-là une tendance à un ramassement plus compact vers la périphérie du noyau. A l'analyse les filaments ne révèlent pas un spirème continu, de même que l'on ne trouve pas trace d'un réseau caryoplasmique ou d'un réticulum intermédiaire quelconque. L'ensemble du noyau offre une sorte d'aspect vermiculé très caractéristique, nettement différent de celui du premier type; tous les éléments ayant une valeur morphologique y sont très chromatiques et par suite fortement marqués. Généralement homogènes, les filaments trahissent pourtant en maints endroits des fentes, plus d'une fois prononcées, FIG. 11, 12, 13. Parfois au sein de l'enchevêtrement filamenteux quelques portions plus épaissies de chromatine peuvent prendre l'apparence de nucléoles, FIG. 12, 14, 21. Le noyau est à ce stade de grandes dimensions et occupe la cellule presque toute entière, laissant à peine autour de lui une étroite bande de cytoplasme.

Il nous reste à signaler dès maintenant, dans les deux types de noyaux que nous venons de décrire, certains aspects d'où se dégage l'impression nette qu'ils représentent des stades de transition entre les aspects francs du type A à bandes creusées d'alvéoles et ceux du type A' à filaments sinueux. Dans ces dispositions intermédiaires l'analyse des éléments chromatiques et leur comparaison avec les aspects voisins montre en effet que, soit par suite d'une distension de la bande spongieuse primitive, soit pour une autre cause quelconque, les fines membranules constituant par endroits à droite ou à gauche les parois latérales de la bande, se sont brisées, amenant ainsi l'accumulation de la substance chromatique sur les travées transversales et sur les parois latérales plus fortes qui subsistent, FIG. 9,

partie centrale, FIG. 17, 19, 20; c'est par ce procédé que l'aspect de la bande entière se modifie en celui d'un filament à spirales fortement chromatiques (¹). Les aspects que nous venons de signaler constituent donc à notre avis un processus de formation des filaments sinueux qui sont la caractéristique de notre second type de noyaux.

Enfin que le lecteur veuille bien se rappeler que c'est dans cette même région où se rencontrent nos premiers types de noyaux (segments 1-22), et là exclusivement, que se présentent les figures de cinèses goniales déjà signalées plus haut dans nos observations générales.

Type B. Noyaux grumeleux.

FIG. 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31.

Toujours dans ces mêmes segments où se rencontrent les types A et A' et mélangés avec eux s'observent des noyaux à caractéristique franchement différente. Les bandes ou les filaments sinueux des figures précédentes y ont à peu près complètement disparu et l'aspect général de la cavité nucléaire montre, à première vue, un ensemble de blocs ou de grumeaux vivement chromatiques et arbitrairement disséminés sur une espèce de réticulum à larges mailles irrégulières. Ces mailles, elles-mêmes moins chromatiques que les « blocs », sont constituées par des travées assez minces, plus ou moins granulées, FIG. 23, 24, 26, parfois assez nettement spiralées, FIG. 23, 25, 27, parfois plus ou moins associées en dualisme, FIG. 22, 26, 27, 28, 29.

A y regarder de près les grosses masses chromatiques n'apparaissent d'ailleurs pas comme des formations nouvelles, mais semblent plutôt constituées par des restes de bandes ou des tronçons de filaments épais capricieusement entremêlés aux travées fines et pâles du réticulum, FIG. 22, 27, 28, 29. Toutefois c'est bien la structure grumeleuse qui est la caractéristique saillante du type actuel.

Type B'. Noyaux grumeleux avec filaments chromatiques plus réguliers.

FIG. 32, 33, 34, 35*a* et *b*, 36.

Vers la portion terminale de la région de l'ovaire que nous décrivons ici, particulièrement vers les segments 20-23, apparaissent encore des

(¹) Nous reviendrons plus loin sur cette question.

noyaux d'aspect analogue à ceux du type précédent, c'est-à-dire à blocs chromatiques bien marqués, mais toutefois avec cette différence que ces blocs s'y montrent maintenant en continuité avec de véritables filaments, encore minces sans doute, mais d'un tracé déjà plus ferme et d'un chromatisme plus accentué, ce qui les distingue nettement des travées plus pâles et plus granuleuses du fond réticulaire observé dans les noyaux du type B, FIG. 32, 33*a*, 34*a* et *b*.

Observons ici que des aspects tout semblables à ceux de nos deux derniers types ont été décrits ailleurs parmi les figures du repos, gonial ou cytaire, ou bien parmi les figures du début de la prophase, chez d'autres objets animaux.

Nous avons essayé de découvrir dans plusieurs de ces noyaux un rapport entre le nombre des grumeaux qu'on y décèle et le nombre normal des chromosomes, soit composés, soit élémentaires, de l'*Ascaris bivalens*. Nos observations ne nous permettent aucune conclusion à ce sujet. Tout ce qu'il importe de retenir, c'est que le nombre de ces masses chromatiques est certainement supérieur à quatre.

L'appariement deux à deux de ces mêmes masses ne semble pas s'imposer non plus comme une règle suffisamment générale. Notons aussi que le volume des noyaux à ce stade a généralement diminué.

Enfin il y a lieu de signaler qu'au segment 24, immédiatement ultérieur à ceux que nous venons d'analyser, se rencontrent encore quelques noyaux du même type, tels ceux des FIG. 35*a* et *b*, 36, rares cependant et bientôt définitivement disparus.

Type C. Noyaux à filaments sinueux minces et rectifiés.

FIG. 33, 37, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44.

Au niveau des segments 20-23 de l'ovaire (centimètre 15, environ) se dessine un nouveau type de noyaux présentant un ensemble de filaments assez semblables à ceux du type A' précédemment décrit, FIG. 11-21, montrant le même parcours sinueux caractéristique de ce dernier type; mais ici les spirales ou sinuosités apparaissent comme ayant subi une sorte de rectification, FIG. 37, 37*bis*, 38, 39, 40, 41, 42, 44.

A ces filaments rectifiés et minces s'entremêlent cependant encore par endroits quelques tronçons plus épais, homogènes, ou même une bande unique où se décèlent des indices de dualités représentés par des fentes ou

des alvéoles, FIG. 40, 41. Les filaments minces s'individualisent d'ailleurs de plus en plus nettement et se trouvent très souvent groupés par paires. Ces dualités que nous observons ici, FIG. 37 et 37*bis*, semblent s'annoncer déjà en certains aspects du type B', FIG. 32, 34; cette dernière variété de noyaux constitue du reste, à notre avis, la transition naturelle entre le type B et le stade actuel, comme le prouvent des aspects fort voisins du stade B, figurés par exemple dans le massif des FIG. 26, 27, 28, 29.

Le type définitif que nous décrivons ici est représenté par les FIG. 40-43. Il peut sans doute persister un léger grumelage, FIG. 38, qui n'empêche pas cependant les caractères propres à notre nouveau type de se marquer nettement. Observons que si les types A et A' ont complètement disparu à ce niveau de l'ovaire, en revanche les types B, B' et C s'y rencontrent constamment entremêlés (massifs des FIG. 33-37 et 31-38). Observons aussi que certains aspects accusent un ramassement unilatéral assez prononcé, FIG. 33*b*, 39, et que l'analyse ne révèle pas trace d'un réseau caryoplasmique quelconque entre les filaments.

Type D. Noyaux à peloton de filaments minces.

FIG. 45, 46, 47, 48, 49.

Le type franc des noyaux que nous trouvons à cette nouvelle étape est représenté par les FIG. 45, 48 et 49. Ce sont des noyaux abondamment remplis de filaments minces, définitivement rectifiés, nettement définis, dépourvus d'anastomoses et présentant des parallélismes ou des entrelacements nombreux, FIG. 45, 48. En même temps ces filaments accusent une certaine orientation dans la cavité nucléaire. Cette orientation ne se manifeste pas toujours cependant d'une manière uniforme. Un premier aspect sous lequel elle se présente est celui d'un pelotonnement à anses multiples enchevêtrées avec parfois un nucléole au pôle du peloton, FIG. 47, 49. Ailleurs apparaissent vers la périphérie des parallélismes droits ou légèrement incurvés, de façon que l'ensemble du peloton filamenteux donne l'impression d'une surface peignée, FIG. 45, 46. Enfin un troisième aspect est celui où se rencontrent des anses plus espacées, orientées assez largement dans un sens identique en une sorte de bouquet plus ou moins distinct, avec des parallélismes très nets, FIG. 48.

Quant aux filaments eux-mêmes qui remplissent les noyaux, ils sont en général remarquablement régularisés et souvent légèrement monilifor-

mes; la rétraction unilatérale du peloton filamenteux s'observe également ici dans certaines figures, tout comme nous l'avions signalé pour les noyaux du type immédiatement précédent, FIG. 46.

Les différents aspects que nous rangeons dans ce type D sont d'ailleurs de prime abord nettement différents des noyaux à filaments minces, mais encore sinueux, du type précédent; que l'on veuille bien comparer à ce point de vue les aspects des FIG. 40, 41, avec ceux des FIG. 47, 48, 49. Dans ces derniers, les « spirales » ont entièrement disparu et le parcours des filaments est définitivement rectifié.

Type D'. Noyaux à filaments appariés.

Le type dont nous voulons parler se trouve nettement dessiné dans les FIG. 55 et 56. Les filaments, bien marqués et nettement chromatiques, montrent, de mieux en mieux, des appariements indubitables. Les FIG. 50, 51, 52, 53, 54, bien qu'à première vue assez différentes des FIG. 55 et 56, se rencontrent cependant mélangées à celles-ci et semblent bien n'en être que le prelude. On y voit qu'au sein de l'amas de filaments minces, certains de ceux-ci se sont épaissis et manifestent des appariements encore irréguliers.

C'est au segment 24 de l'ovaire que nous avons rencontré les figures nucléaires que nous venons de décrire (D et D'); d'abord mélangées à de rares aspects se rapportant au type C, elles dominent presque exclusivement désormais jusqu'au niveau du 28me segment.

Type E. Noyaux synaptiques à dualismes de filaments minces.

FIG. 57, 58, 59, 226, 227.

Au 28me segment (centimètres 18-20) il se produit dans le peloton des filaments minces une accentuation tout à fait marquée du ramassement dont nous avons signalé l'ébauche dans certaines figures du type D, FIG. 46, etc. Ce ramassement plus accentué s'observe tout particulièrement dans les noyaux des ovocytes situés dans la partie axiale du conduit ovarien.

Nous sommes ici en présence d'un véritable synapsis ou synizesis, exagéré sans doute en certains endroits par l'influence des réactifs, mais demeuré ailleurs très suffisamment analysable pour qu'on y reconnaisse les

dualismes, signalés déjà antérieurement, FIG. 57, 58, 59, 226, 227 [1]. L'observation y montre, en effet, outre des parallélismes et des entre-croisements nombreux, des terminaisons doubles de filaments appariés, ou bien des attaches doubles de filaments à la paroi nucléaire. L'orientation des filaments dans le peloton ainsi ramassé ne parait pas constante. Il s'est produit plutôt, semble-t-il, une sorte de contraction, tantôt unilatérale, tantôt centrale, ailleurs encore en forme de large bande traversant de part en part la cavité nucléaire, FIG. 58. A ce stade encore les filaments sont très chromatiques.

Type E'. Noyaux à filaments minces appariés et distendus.

FIG. 60, 61, 62.

Aux noyaux synaptiques dont nous venons de parler font suite, dans les segments 30-42, des noyaux dont les formations chromatiques présentent le même aspect que celles du stade précédent. Elles sont encore constituées de filaments entrelacés deux à deux, mais en même temps se montrent réparties dans toute la cavité nucléaire, FIG. 61 et 62.

Les filaments s'y trouvent d'ailleurs assez étroitement massés. Ce stade se rattache au précédent par des aspects de transition; telle, par exemple, la FIG. 60, qui montre des anses chromatiques non encore entièrement distendues, ou encore la FIG. 61, où l'on voit une zone libre dans la cavité nucléaire.

Les dualismes sont de toute évidence dans les FIG. 61 et 62.

Type F. Noyaux agrandis à dualités plus lâches et en partie décolorées.

FIG. 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 228.

C'est au niveau du 42me segment du tube ovarique (centimètres 28-30) que se présente le nouveau type que nous allons décrire. Dans les stades précédents, le noyau gardait des dimensions assez restreintes et nous venons de faire observer qu'au stade E' les anses chromatiques doubles se trouvent très étroitement rapprochées les unes des autres dans la cavité nucléaire. Au stade où nous sommes arrivé, la cavité nucléaire s'agrandit et la structure même du noyau s'y éclaircit dans de notables proportions. Deux

[1] A partir du n° 226, nos figures se rapportent toutes à notre seconde série, voir page 308.

choses y frappent immédiatement l'observateur : toute cette structure est composée de filaments assez minces, un peu granuleux, disposés en des *dualités extrêmement nettes* et souvent beaucoup plus ouvertes que les dualités des types précédents, FIG. 63; en outre, une grande partie des filaments se montrent décolorés, certaines portions seulement retiennent l'hématoxyline et accusent d'ailleurs elles-mêmes des dualités remarquablement claires, FIG. 63, 64, 65, 66, 67 : en général les filaments composants y sont plus rapprochés et plus entrelacés que dans les parties incolores de la structure, et c'est probablement à cette circonstance qu'il faut attribuer, au moins en partie, leur aptitude à retenir plus vivement l'hématoxyline.

Le phénomène de décoloration, que nous signalons ici, semble se prononcer davantage dans les ovocytes des assises marginales des coupes de la gonade, FIG. 68, tandis que les assises internes ne subissent qu'incomplètement cette modification. Toutefois certains aspects de notre seconde série montrent que cette décoloration peut aller jusqu'à effacer presque complètement la trace des filaments minces, FIG. 228.

Il est utile de faire bien remarquer la distinction absolue qu'il faut établir entre le stade actuel et celui que nous avons appelé le stade grumeleux, type B, FIG. 22, 23, 24, 25, caractérisé lui aussi par un mélange de parties chromatiques avec des portions filamenteuses incolores. Les éléments pâles filamenteux du stade où nous sommes sont de véritables filaments, nettement individualisés, qui se distinguent à première vue des « connexions filamenteuses », qui, dans le type B, réunissent les grumeaux ou blocs chromatiques. C'est pourquoi, pour définir nettement, à ce point de vue, la structure des noyaux au stade que nous décrivons, il faut les appeler noyaux à *filaments* minces, appariés et *partiellement* décolorés. La décoloration complète de tous les filaments ne se rencontre en effet que dans un nombre relativement fort restreint des noyaux observés dans nos coupes, FIG. 68; la décoloration partielle se montre au contraire avec une prédominance très sensible dans cette région de l'ovaire. Ces aspects sont extrêmement clairs dans les préparations, mais assez malaisés à reproduire par le dessin.

Rappelons encore, avant d'aller plus loin, une observation déjà faite précédemment et se rapportant d'une manière générale aux derniers types décrits, D, D', E, E' et F. Ces types se distribuent sur un très long espace du tube sexuel (segments 28-43), répétés et enchevêtrés les uns aux autres, de manière cependant qu'à partir des derniers segments (40, 41), le stade F

arrive à prédominer complètement et même à envahir d'une manière exclusive certaines régions.

Type G. Filaments appariés, plus épais et plus chromatiques.
FIG. 71, 72, 73, 74, 75, 76, 77, 78, 79, 229, 230, 231.

Nous groupons ici trois ou quatre variétés de noyaux, qui tous s'acheminent vers un type ferme caractéristique de ce stade. On les observe dans les segments 43 et 44.

Un premier aspect nous montre un début de recoloration des filaments minces et pâles du type précédent, dont l'unique effet est de les faire ressortir plus nettement, FIG. 71 et 229. A vrai dire il n'y a encore entre les aspects de cette première variété et ceux du type F aucune différence foncière de structure. A côté de ces noyaux s'en rencontrent d'autres où certains filaments prennent une apparence moins déliée, plus trapue, en même temps que leur coloration continue à s'accentuer. Ce n'est pas encore toutefois le chromatisme net que nous observerons tout à l'heure. Signalons aussi dans cette seconde variété, comme du reste dans la première, la persistance des appariements entre les filaments recolorés, FIG. 72.

Enfin dans une troisième série de noyaux, les filaments apparaissent nettement chromatiques et épaissis dans leur ensemble, FIG. 73, 74, 230. Ces filaments chromatiques conservent d'ailleurs leur distribution par paires, de telle façon qu'il semble n'y avoir aucun doute que ces dualités relativement épaisses ne soient les homologues des paires de filaments minces des stades précédents : voyez surtout les aspects de la FIG. 74.

C'est ici le point culminant du stade que nous décrivons. Observons toutefois que tous les noyaux n'atteignent pas nécessairement une évolution aussi complète : il reste de-ci de-là dans certains d'entre eux des filaments plus minces entremêlés aux tronçons épais. Le lecteur voudra bien se rapporter, à ce point de vue, aux aspects de chromosomes que nous avons figurés dans les dessins de calottes nucléaires, FIG. 75 à 79, 231. Ces dernières figures offrent d'ailleurs elles-mêmes de très clairs exemples de filaments appariés et entrelacés.

Type H. Noyaux contractés à filaments épais.
FIG. 80, 81, 82, 83, 84, 85, 86, 87, 88, 89, 233 à 239.

Le type franc des noyaux que nous voulons désigner par cette appellation se trouve reproduit dans les FIG. 81, 82, 83, 87, 89, tel du moins qu'il

apparait dans notre première série. Ce qui frappe de prime abord dans ces aspects, c'est un ensemble de filaments chromatiques assez épais, fortement colorés et latéralement ramassés en un peloton généralement serré, marquant ainsi clairement une étape synaptique nouvelle. Le premier synapsis du noyau ayant été signalé déjà au stade E précédent, nous nous trouvons donc ici en présence d'une *seconde contraction*.

Les filaments qui composent le peloton synaptique ont leurs contours nettement lisses, nullement épineux, structure qui ne permet pas de les considérer comme sortant d'un réseau quelconque. Outre ces filaments épais chromatiques, on remarque, dans le reste de la cavité nucléaire, des filaments beaucoup plus pâles, plus minces, du moins en apparence, et manifestant très clairement de larges dualismes. Il faut, en relation avec cet aspect nouveau, observer de plus près certaines images du stade G, tel que celui qui est représenté par la FIG. 78. On peut y faire une double observation. D'abord s'y manifestent des indices de la contraction qui se prépare, par la formation d'une sorte de grumeau soit central, soit excentrique, composé de bandes filamenteuses déjà épaisses. Ensuite on remarquera à côté de celles-ci des filaments encore isolés, mais groupés deux par deux autour du grumeau en un lacis assez lâche et de structure absolument équivalente à celle des filaments typiques du stade franc. Ces aspects en grumeau, d'abord clairsemés dans la zone où domine le type G, se multiplient bientôt et s'accentuent jusqu'à former une nouvelle zone que nous appelons zone de seconde contraction.

Touchant les aspects du type H, il faut remarquer que les filaments épais sont appariés entre eux et qu'ils demeurent encore en continuité avec les travées plus minces et plus pâles qui sont largement distribuées dans la partie libre de la cavité nucléaire. Seulement dès ce stade, il faut distinguer dans le peloton de filaments épais, FIG. 86, 88, 89, deux sortes de dualités. Les unes sont assez lâches, embrassent deux de ces filaments épais eux-mêmes et correspondent aux dualismes qui existent entre les filaments plus pâles, qui sont répandus dans la partie du noyau laissée libre par le peloton contracté. D'autres, au contraire, se manifestent au sein même des filaments épais, FIG. 89, et apparaissent sous forme de fentes étroites se prolongeant sur un parcours plus ou moins long du filament épais ou encore sous forme de petits entrelacements partiels. Nous pouvons donc distinguer des dualités de premier ordre et des dualités secondaires.

Les aspects de notre seconde série que nous croyons devoir rapporter

à ce stade sont représentés dans les FIG. 232 à 239. On y reconnaît en effet des anses doubles et épaisses, assez fortement contractées et plus ou moins orientées en boucles autour d'une région du noyau. La différence entre ces images et les aspects de notre première série réside en ce que les premières ne montrent pas une distinction, dans le noyau, entre filaments chromatiques et filaments non colorables, les anses étant uniformément colorées dans toute leur longueur. L'écartement entre les deux branches plus ou moins entrelacées qui constituent chaque anse, est toujours appréciable, mais il peut présenter des degrés divers d'accentuation. Il est très notable dans les chromosomes de la FIG. 235 et surtout dans ceux de la FIG. 237. Un détail caractéristique des noyaux de cette étape dans notre seconde série, c'est qu'assez souvent, à côté d'un pelotonnement chromatique assez ramassé, le noyau ne paraît contenir que des fragments de chromosomes en forme d'anneaux, FIG. 238, 239. Il semblerait que ces anneaux détachés de la masse principale correspondent aux portions d'anses, qui, dans notre première série, demeurent incolores, FIG. 83, 88, 89. Mais nous ne nous prononçons pas sur ce point, de même que nous ne saurions dire si les aspects dont nous parlons sont naturels ou bien s'il s'agit d'une fragmentation pathologique des chromosomes.

Pendant le stade de seconde contraction, la cavité nucléaire s'est agrandie, parfois considérablement. La zone elle-même où s'observe cette seconde contraction, se présente aux environs des segments 45 à 47 de l'ovaire.

Type I. Noyaux à filaments épais appariés et distendus.

FIG. 90. 91, 92, 93, 94, 95, 96, 97, 240, 241, 243, 244, 245.

Ce nouveau type (segments 48-54) marque dès l'abord un relâchement du grumeau de contraction suivi bientôt de son expansion dans la cavité nucléaire. La FIG. 90 montre assez bien une première étape de ce processus, tandis que les autres noyaux du même massif, FIG. 91 92, 93, ont leur cavité derechef envahie complètement par les filaments épais du synapsis. Voyez aussi les FIG. 95 96, 97. Dans certaines figures, par exemple la FIG. 92, on reconnaît encore l'orientation des anses doubles autour d'une région nucléaire.

Les figures de notre seconde série sont ici plus claires que celles de la première et manifestent un phénomène important. Les FIG. 240 à 245 nous

semblent très clairement correspondre aux FIG. 90-97 de notre première série. Or, dans les FIG. 240, 241, 242 surtout, les anses chromosomiques se montrent, avec une clarté remarquable, composées de deux branches largement entrelacées et dont chacune est, à son tour, nettement divisée en deux moitiés longitudinales. Le lecteur qui connait la littérature de la maturation ne pourra manquer d'être frappé de la ressemblance des chromosomes de nos FIG. 240, 241, 242, avec les chromosomes strepsitènes à branches divisées bien connus dans divers groupes animaux; citons seulement les Batraciens et les Insectes. Nous donnerons désormais, à ce dédoublement de chacune des branches des anses chromatiques, le nom de dualité secondaire.

* * *

A partir du stade actuel, s'ouvre maintenant une longue période, homologue, au moins en partie, de celle qui a été décrite dans toutes les ovogénèses et que GRÉGOIRE (08) a appelée la période du « grand accroissement ». Cette période se caractérise, on le sait, en dehors de l'accroissement total de l'ovocyte, plus ou moins variable d'ailleurs d'espèce à espèce, par diverses modifications généralement d'ordre trophique : à l'intérieur de la cavité nucléaire, distribution plus irrégulière de l'élément chromatique et tendance à une sorte de diffusion de la structure même des chromosomes, en un mot passage du noyau à l'état de vésicule germinative; dans le cytoplasme, dépôt de gouttelettes graisseuses et d'enclaves, formation du noyau vitellin, etc. Telle est la loi générale. Pour faciliter l'étude particulière de cette période de grand accroissement dans l'objet qui nous occupe, nous avons classé les divers aspects de noyaux se rapportant à cette très longue étape, en deux groupes principaux. Le premier présente toute une série d'aspects de forme variable et mal définie, sans qu'aucun type précis y soit nettement dominant. Toutefois, malgré le polymorphisme des figures, les éléments chromatiques y gardent des *contours suffisamment définis*, quoique affectés par des reprises de coloration et de décoloration répétées, FIG. 98 à 138.

Le second groupe se distingue de prime abord du premier par la présence de très larges bandes, *fort décolorées* et de structure très lâche, offrant à première vue l'aspect de traînées nuageuses ou de boursouflures pâles, FIG. 139 à 146

Type K. Noyaux à chromosomes entrelacés de structure « diffuse ».

Premier groupe : Noyaux encore chromatophiles.

Fig. 98 à 138.

A partir du segment 54 jusque dans le voisinage du segment 390 du conduit ovarique, par conséquent sur un développement de celui-ci de plus de deux mètres, quelque soit le niveau par lequel passe la coupe, les aspects observés dans les noyaux des ovocytes sont sensiblement équivalents, encore que dans une coupe donnée les figures nucléaires affectent, comme nous l'avons dit plus haut, des formes très variables. Ce sont à première vue des formations chromatiques, plus ou moins rubanées, à contours tantôt lisses, fig. 105. 106, 107, 116, 117, tantôt déchiquetés, fig. 99, 102, 109, 112, 113, 115, 122-132; empâtées par endroits de nodosités très chromatiques, fig. 110, 114. 115; parfois remplissant le noyau tout entier, d'autres fois simulant une légère rétraction.

Quelques nucléoles de petite taille s'y rencontrent aussi, sans situation bien déterminée toutefois, ici isolés, ailleurs se profilant sur le croisement des bandes chromosomiques, fig. 103, 105, 106, 114, 116, 124, 129, 133. Ces nucléoles ne sont pas nécessairement compacts, mais trahissent souvent un stade de décoloration plus ou moins prononcée. Bref, tous les aspects présentent, nous le répétons, un *polymorphisme* dont la loi paraît, à première vue indécelable, et qui frappera le lecteur, s'il veut bien se rapporter aux nombreuses figures, 98 à 138, où nous avons représenté les aspects dont il s'agit.

Ces mouvements si variés de chromatine semblent, ici comme ailleurs, n'être que le contre-coup de modifications trophiques diverses que subit l'ovocyte. Il n'y a donc pas lieu d'y voir des stades morphologiques distincts.

Cependant au milieu de cette diversité un peu incohérente, trois caractères persistent nettement, qui nous permettent de rattacher cette longue série d'aspects aux stades antérieurs.

C'est tout d'abord la *persistance d'éléments filamenteux chromosomiques*, encore que ceux-ci soient d'une structure et de dispositions capricieuses.

En second lieu, les formations chromatiques qui à ce stade, remplissent la cavité nucléaire, sont nettement constituées de deux branches soit plus ou moins juxtaposées, soit croisées ou entrelacées, absolument comme

si les parties constituantes des dualités signalées aux derniers stades I n'avaient fait que s'écarter davantage les unes des autres, FIG. **98**, **99**, **104**, **105**, **107** à **113**, **117**, **118**, **119**, **120**, **121**, **123** à **138**, **246-254**.

Il ne nous a pas été possible, du reste, de déterminer avec quelque précision le nombre de ces formations. Insistons sur ceci que les deux branches, — elles-mêmes d'ailleurs creusées de fentes, ainsi que nous allons le dire, — présentent dans plusieurs noyaux les dispositions et entrelacements caractéristiques des aspects strepsitènes classiques, FIG. **104**, **105**, **106**, **107**, **123**, **124**, **125**, **127**, **246**, **247**, **249**, **254**, et ressemblent même parfois à des branches diacinétiques, FIG. **117**, **118**, **248-253** [1].

Au fur et à mesure que les coupes occupent une région plus éloignée de la région du type I précédent (signalé aux segments 48-54), les enlacements des bandes chromatiques accusent une tendance à se faire de plus en plus lâches. La série des figures, numérotées dans l'ordre de la localisation des coupes d'où elles ont été reproduites, confirmera cette impression chez le lecteur.

Un troisième caractère enfin, typique pour tous les aspects qui nous occupent, consiste en ce que les « branches » entrelacées apparaissent elles-mêmes presque toujours dédoublées, surtout dans les zones plus avancées. En d'autres termes, les deux branches gardent les dualités secondaires que nous avons déjà signalées au stade précédent dans les FIG. **240-242**. Les FIG. **104**, **105**, **106**, **122**, **123**, **125**, **127**, **128**, **254**, nous paraissent suffisamment démonstratives.

En résumé, les formations chromatiques de ce stade peuvent se définir comme constituées de deux branches plus ou moins entrelacées en figures strepsitènes et elles-mêmes creusées d'une fente longitudinale plus ou moins nettement définie. Le type s'en trouve dans les FIG. **104**, **106**, **123**, **127**. Si nous voulions dès maintenant définir cet aspect d'un seul mot, nous dirions que les formations chromatiques dont nous parlons sont des tétrades, mais ce mot ne pourrait avoir ici qu'un sens descriptif.

[1] A vrai dire, certaines des figures que nous mentionnons ici, FIG. 104 et autres, pourraient rentrer dans le type I précédent, pour y retrouver nos FIG. 240 à 245 La raison pour laquelle nous les plaçons ici, c'est qu'elles appartiennent certainement à la zone de « grand accroissement » et manifestent déjà une certaine expansion des structures chromosomiques.

Second groupe : Noyaux décolorés.

Fig. 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146.

Vers la fin de la longue période où se déroule le stade précédent, se produisent parallèlement deux nouveaux phénomènes : une décoloration, partielle d'abord, allant se généralisant de façon assez rapide — et en même temps l'apparition dans les parties décolorées d'une sorte d'expansion ou mieux de boursouflement des bandes chromatiques. Les phases de transition qui acheminent les noyaux vers ce double phénomène sont représentées dans les fig. 139, 140.

On peut y remarquer de larges bandes chromatiques légèrement déchiquetées, voisinant avec des bandes pâles dont la structure présente parfois à l'analyse tous les caractères d'une alvéolisation fine, tandis qu'ailleurs cette structure paraît plutôt assez irrégulièrement granuleuse.

Ces figures de transition nous amènent finalement au type par lequel nous avons caractérisé plus haut le second groupe des noyaux K, fig. 141 à 146.

A première vue, ce type n'offre à l'observation, sur un fond à peu près uniformément pâle, que de menus tronçons de filaments, de petits blocs ou nucléoles chromatiques, de formes extrêmement diverses et capricieuses, éparpillés comme au hasard, fig. 141, 142. Un examen plus attentif fait surgir du fond pâle quelques traînées un peu plus réfringentes que celui-ci et l'on s'aperçoit que leur parcours est l'endroit d'insertion de la majorité des petits éléments chromatiques, éparpillés, semblait-il d'abord, comme au hasard, fig. 143, 144, 145, 146.

Les traînées ou boyaux pâles possèdent d'ailleurs eux-mêmes une structure, analysable jusqu'à un certain point, de nature alvéolo-granulaire [1]. La comparaison de ces bandes boursouflées avec les bandes pâles, certainement chromosomiques, des stades de transition, fig. 139, 140, signalés au début, permet de ne voir ici que la simple accentuation d'un processus d'expansion et de déchromatinisation de la trame même du chromosome.

On peut rapprocher ces aspects d'autres formations analogues qui se présentent ailleurs au même stade, p. ex. chez l'*Amphioxus* [2], où la struc-

[1] Nos dessins ne représentent ici qu'un aspect d'ensemble de noyaux se rapportant à ce stade sans tenir compte de l'analyse fine du fond même des boyaux decolorés.

[2] Voyez Maréchal, p. 139.

ture chromosomique déchromatinisée se distend au point d'arriver à constituer, en apparence, la presque totalité du fond du noyau.

Observons de plus que dans ces traînées pâles, que nous pourrions comparer à des boudins, les traces des dualités antérieures n'ont pas totalement disparu. On les retrouve sous des formes diverses, p. ex. aux extrémités demeurées chromatiques de l'une ou l'autre de ces bandes, FIG. **144**; ailleurs la dualité se trahit dans la disposition parallèle d'une double enfilade des granules ou des petits blocs chromatiques dont nous avons parlé, FIG. **146**; ailleurs encore et plus nettement par le dédoublement encore très apparent des bandes pâles et boursouflées, FIG. **145**. Enfin nous retrouvons même ici des indices plus ou moins accusés des dualités secondaires dans certains tronçons terminaux qui n'ont pas subi avec la même intensité le phénomène d'expansion du reste de la bande chromosomique, FIG. **143**, **144**.

Quant à l'élément nucléolaire, il est représenté à ce stade avec une netteté frappante, tout en ayant subi le plus souvent une décoloration, qui le réduit plus d'une fois à ne plus présenter qu'un aspect d'anneau dont les contours seuls sont demeurés suffisamment chromatiques, FIG. **142**, **143**, **144**, **145**. Souvent ce nucléole occupe une position fort caractéristique entre les terminaisons de deux dualités primaires, comme c'est le cas p. ex. dans les FIG. **144**, **145**.

Enfin il y a lieu de remarquer une fois de plus que les zones où se rencontrent les types appartenant aux deux groupes K que nous venons de décrire, n'ont pas de limite commune nettement définie, mais que les aspects du premier groupe, d'abord exclusivement représentés dans une région fort considérable à partir de la zone des noyaux du type I (à peu près le segment 54), s'entremêlent à un moment donné, aux environs du segment 400, avec les aspects du second groupe, pour laisser finalement dominer ces derniers.

Type L. Formation définitive des tétrades.

FIG. **147** à **225** (1).

Depuis les segments 400-405 (centimètre 280 environ) jusqu'aux environs du segment 445 (centimètres 310-315), on observe le stade final de

(1) Nous avons multiplié les figures de cette étape non pas dans l'intention de les discuter une à une, mais pour offrir aux recherches ultérieures des points de repère et des documents de comparaison.

l'évolution prophasique, l'édification définitive des « tétrades » qui se placeront au fuseau de la première cinèse de maturation. Les cellules ont pris un développement considérable et, le rachis ayant disparu, elles occupent maintenant, tassées les unes contre les autres sous une forme plus ou moins sphérique, toute la lumière du tube ovarien. Leur noyau, après un stade de transition que montrent les FIG. **147**, **148**, **149**, **150**, **151**, **152**, pendant lequel les bandes boursouflées décrites au stade précédent reprennent graduellement leur chromaticité, décèle des formations que l'on peut dès maintenant appeler des tétrades en achèvement.

Pour faciliter l'intelligence de la description de ce dernier stade, nous proposerons d'abord au lecteur un aperçu général sur le développement de la tétrade jusqu'aux abords de la première cinèse de maturation, pour insister ensuite sur certaines particularités de détails intéressantes que nous a révélées l'observation.

L'ensemble de la figure chromatique apparaît comme constitué essentiellement de *deux tétrades* composées chacune de quatre bandes chromatiques allongées. D'autre part, les deux massifs tétradiques sont reliés l'un et l'autre, par des filaments plus minces, plus déliés, avec une même masse, chromatique elle aussi, assez importante, occupant la région médiane de tout le système et à laquelle nous donnons, pour ne rien préjuger, la dénomination générique de « *corps central* » : nous la désignons par *c.c.* dans nos figures, FIG. **173**, **179**, **192**, **193**, **203**, **208**, etc. Sans doute, les premiers aspects émergeant de la recoloration du noyau, FIG. **147**, **148**, **149**, **150**, **151**, **152**, ne fournissent pas encore nettement l'aspect général tel que nous venons de le décrire. Il n'y a là encore qu'une tendance plus ou moins prononcée à un pareil arrangement des éléments chromosomiques; mais au fur et à mesure que se développe le stade actuel, l'ébauche imparfaite du début se précise jusqu'au type définitif, tout le long de la série des FIG. **154**, **162**, **163***a* et *b* [1], **164**, **166**, **170**, **172**, **173**, **179***a* et *b*, **180***a* et *b*, **190**, **193**, etc. Partout, en recomposant, lorsqu'il y a lieu, la figure complète à l'aide des dessins *a* et *b*, on distingue nettement deux tétrades et un « corps central » bien distinct. Les filaments d'attache entre tétrades et « corps central », capricieusement découpés au début de la période, FIG. **147**, **148**, **152**, **157**, **158**, passent ensuite par un stade de raccourcissement, FIG. **164**, **166**, **172**, **174**, **176**, **180**,

[1] Les FIG. **163***a* et **163***b* représentent les deux coupes d'un même ovocyte entamé par le rasoir. Il en est de même pour toutes les figures *a*, *b*, *c*, qui se rattachent à un même numéro.

208, ou s'épaississent d'une façon notable, FIG. 169, 171, 177, 181, plus tard enfin semblent se résoudre en une sorte de diffluence dont nous trouvons la trace aux FIG. 178*a* et *b*, 184, 188, 191, 194*b*, 195*a* et *b*, et finissent par disparaître complètement aux abords de la mise au fuseau des bâtonnets tétradiques seuls subsistants, FIG. 214 à 224. Cette résolution des filaments de raccord marche sans doute d'une allure fort inégale, mais de façon toutefois que l'aboutissant final du phénomène soit leur complète disparition. Le corps central paraît suivre la même évolution et disparaître lui aussi. Néanmoins on retrouve à la fin de cette période du développement un ou plusieurs granules chromatiques, trois ou quatre au plus, FIG. 214, 215, 216, 218, 219, 220, 221, 222, 223, disséminés arbitrairement dans l'espace qui sépare les deux tétrades, parfois même rattachés à l'une d'entre elles et qui semblent bien provenir du corps central lui-même.

Telle est la marche générale des phénomènes. Passons maintenant à l'analyse des différents détails de cette évolution.

1. Une première série de remarques s'impose par rapport à la *situation relative des deux tétrades*. Il apparaît tout d'abord que celles-ci ne se présentent pas, dans un aspect d'ensemble donné, sous la forme schématisée, à laquelle nous ont habitué certains dessins classiques. Pour arriver à déchiffrer complètement l'aspect total du système tétradique, une analyse très attentive des différents plans d'une même coupe est de toute nécessité. Cette analyse doit même souvent se poursuivre à travers deux ou trois coupes successives d'un même ovocyte. Plusieurs de nos figures permettent au lecteur de se convaincre de cette nécessité. La FIG. 163*a* et *b* représente deux coupes successives d'un même noyau; à ne considérer que la coupe supérieure *a*, celle-ci paraît ne sectionner que deux groupes quaternes; tout au plus entre ces sections n'aperçoit-on qu'un petit bloc de chromatine qui ne semble pas avoir par lui-même de signification spéciale.

Si l'on passe maintenant à la coupe inférieure *b*, il est aisé de constater que ce bloc chromatique n'est que l'extrémité d'une traînée chromatique plus épaisse, occupant précisément l'intervalle entre les deux tétrades, se rattachant de part et d'autre à celles-ci par des filaments grêles et représentant par conséquent le « corps central ».

Autre exemple dans la FIG. 206. Une première coupe, *a*, montre en apparence deux groupes quaternes séparés par une fente mince et reliés seulement pas des trabécules pâles. Une observation superficielle pourrait

faire croire que l'on se trouve ici en présence des deux tétrades typiques, sans corps central, et faire assimiler cette figure aux aspects de tétrades à peu près complètement isolées de la fin de la période d'accroissement.

En réalité, que l'on passe à la coupe suivante, *b*, et l'on trouvera, se rattachant à cette tétrade apparemment double, une formation chromatique analogue au corps central de la FIG. 163. Est-ce tout? Avons-nous dans l'ensemble de ces deux coupes le système de la double tétrade avec le corps central, rejeté de côté dans le cas présent? Interrogeons une troisième coupe, *c*, du même noyau et aussitôt apparait un second massif tétradique qui lui cette fois complète le système.

Il est dès lors évident que l'apparente paire de tétrades de la première coupe représente seulement un des deux massifs chromosomiques de la figure entière. A vrai dire la structure double de ce corps chromosomique pose un problème qui n'a pas manqué d'attirer notre attention et sur lequel nous reviendrons plus tard.

Une analyse analogue à celle que nous venons de faire dans les deux exemples ci-dessus pourrait s'appliquer aux FIG. 178*a* et *b*, 179*a* et *b*, 180*a* et *b*; et, en tenant compte de la résolution du corps central, dont nous reparlerons d'ailleurs bientôt, aux FIG. 194*a*, *b*, *c*, et 195*a* et *b*.

D'après ces observations nous pouvons préciser désormais avec certitude les rapports mutuels du corps central et des deux tétrades et il nous sera permis de considérer comme corps central tout massif chromatique, relié par des filaments plus ou moins longs et chromatiques eux-mêmes aux deux massifs tétradiques en formation. Nous nous servirons tantôt de cet élément diagnostique dans l'étude des particularités du corps central.

Toutefois, l'analyse que nous venons de faire présente pour nous une utilité plus immédiate en ce qu'elle nous permet l'interprétation de nombreux aspects partiels représentés dans nos figures. Tels sont, par exemple, au début de la période qui nous occupe, les aspects qui, bien que ne présentant guère de particularités bien nettes ou de détails définis, laisseront deviner pourtant, grâce à la connaissance du terme final de leur évolution, l'organisation progressive du système des deux tétrades tel que nous l'avons reconnu.

Dans la FIG. 147, qui offre un stade de transition entre le second groupe du type K et l'aspect tétradique définitif, on peut déjà reconnaitre à la lumière des remarques déjà faites, deux massifs où s'opère la condensation

de boyaux ou trainées pâles, avec, entre les deux, des éléments encore mal individualisés qui vont devenir probablement plus tard le corps central avec les filaments de raccord aux deux tétrades. Les FIG. **148**, **149** montrent l'organisation déjà plus avancée des tétrades terminales; dans la FIG. **148**, celle des deux tétrades qui est déjà bien ébauchée se rattache à une formation chromatique qui est bien, semble-t-il, la première apparition du corps central, la seconde tétrade se trouvant d'ailleurs dans une coupe suivante.

De même, les FIG. **149**, **150**, **151**, **152**, qui représentent elles aussi des types de transition, dessinent, sous des aspects variés, une tétrade à peu près constituée, rattachée par l'intermédiaire d'une masse filamenteuse, garnie de blocs chromatiques, à des traces de la seconde tétrade, laquelle se développe d'ailleurs partiellement en dehors de la coupe.

A partir de la FIG. **153**, le système tétradique tout entier est déjà mieux constitué. On y voit nettement une tétrade avec une partie des filaments qui la relient au corps central. Le lecteur voudra bien étendre ces mêmes observations aux FIG. **156** à **161**, **165**, **167**, **168**, **169**, **171**, **175** à **178**, **181** à **183**, etc. Dans toutes ces figures on peut discerner les deux sortes de formations : tétrades et corps central, avec les filaments de raccord.

2. *Constitution interne de la tétrade.* — La forme la plus frappante, sous laquelle se présente la tétrade, est cette disposition de la figuration classique en quatre masses chromatiques, placées aux quatre sommets d'un carré, FIG. **173**. Observons toutefois qu'une pareille figuration, isolée de tout commentaire, ou du moins d'autres aspects qui doivent la compléter, est de nature à fausser la conception vraie qu'il faut se faire de la structure de la tétrade de l'*Ascaris*. L'analyse des coupes permet en effet de constater que les quatre masses chromatiques apparentes à première vue ne sont que les sections plus ou moins circulaires de filaments épais se prolongeant dans la profondeur du noyau. La tétrade supérieure de la FIG. **163***a* décèle cette structure pour deux au moins des éléments constitutifs de la tétrade. Au reste, qu'il s'agisse bien ici, non pas de masses chromatiques plus ou moins globuleuses, mais de sections de filaments épais, cela ressort à l'évidence d'autres aspects où les coupes ont rencontré les tétrades dans un sens longitudinal ou plus ou moins oblique, FIG. **153** à **157**, **161**, **162**, **164**, **166**, **172**, **175**, **187**, **193**, **195**, **199**, **214**, **224**, etc. Nous tenons donc pour certain que les tétrades sont constituées chacune, d'un bout à l autre de la période d'accroissement, par quatre bâtonnets chromatiques épais, en relation d'ailleurs avec des prolongements qui les raccordent au corps central et qui, à mesure

que l'on approche des cinèses, deviennent plus trapus jusqu'à se mettre au contact les uns des autres de manière à former une sorte de massif fortement chromatique d'où émergent encore leurs quatre extrémités. Nous remarquons seulement que cette description n'indique qu'un mode général de formation admettant d'ailleurs différentes modalités accidentelles.

Pour être complet, nous ajouterons, sans y insister cependant davantage que, dans certains aspects, l'un ou l'autre de ces filaments tétradiques épaissis présentent les traces d'une division longitudinale, comme p. ex. dans les FIG. **153**, **156**, **166**, **176**, etc.

Une autre apparence fort fréquente dans les systèmes tétradiques déjà complètement constitués, est celle d'une sorte de solution de continuité transversale vers la région médiane d'un groupe tétradique, FIG. **184**, **187**, **191**, **194***a* et *b*, **195***b*, **201**, **202**, **203**. Parmi ces aspects de tétrade à section ou étranglement transversal, certains montrent une séparation très accentuée des deux portions du massif tétradique, FIG. **184**, **187**, **191**, **195**, **202**, **206**. Il faut les rapprocher d'autres figures dans lesquelles une tétrade semble doublée d'une seconde *tétrade accessoire*, ou du moins d'appendices simulant celle-ci, FIG. **189**, **190**, **192**. tétrade inférieure, **194***b* et *c*, à gauche de la figure, **196**, tétrade inférieure, **198**, **206***a*, **209**. Cette formation caractéristique est-elle réellement une tétrade accessoire? Est-ce au contraire une simple moitié d'une tétrade, ou encore une formation sans signification particulière destinée à disparaitre avant les cinèses? Nous n'essaierons pas de résoudre la question pour le moment, bien qu'elle mérite, nous semble-t-il, à cause de la fréquence de ces aspects, très nombreux dans nos préparations, un examen plus approfondi; les circonstances ne nous le permettent pas actuellement.

3. *Corps central.* — L'amas chromatique, que nous décrivons sous ce nom, ne présente pas en général une figuration qui permette d'y reconnaître une structure bien spéciale. Il serait du reste bien difficile d'en assigner dans nos préparations l'origine exacte. Le fait qu'au début de la période actuelle se rencontrent souvent des nucléoles chromatiques pris dans l'enchevêtrement des filaments d'union des tétrades pourrait faire penser que le corps central résulte de la confluence de certains de ces nucléoles. Seulement le corps central apparait parfois sous la forme d'une grosse masse chromatique, de forme plus ou moins sphérique, semblable à celles que l'on trouve dans la même situation, au croisement des filaments, dès les stades antérieurs, FIG. **143**, **144**, **145**.

Le plus souvent même le corps central n'a pas cet aspect de nucléole unique, mais il figure plutôt une sorte de masse lobée, assez irrégulière, FIG. 164, 166, 172, 173, 174, 178, 179, 182, 193, ou même un ensemble de simples traînées chromatiques, assez larges, enchevêtrées entre elles, FIG. 154, 156, 158, 159, 160, 163*b*, 167 à 171, 176, 180 181, 186. 203, 206*b*, etc.

La masse lobée, le lecteur l'aura remarqué, simule même parfois l'aspect d'une tétrade, comme c'est le cas dans les FIG. 164, 166, 177. 179, 208, et cette apparence pourrait peut-être induire en erreur.

Si l'origine du « corps central » nous reste cachée, il semble que sa destinée soit plus manifeste. Comme nous l'avons déjà dit plus haut, vers la fin de la période d'accroissement, le corps central, de même que ses filaments d'attache aux tétrades vraies, se résoud dans le caryoplasme et souvent n'apparait plus que sous la forme d'un nuage à peine chromatique occupant la région médiane de tout le système, FIG. 184, 191, 194, 195, 196. La résolution achevée, il ne reste plus qu'un ou plusieurs granules chromatiques. Plusieurs ovocytes même paraissent être dépourvus de ces granules et il semble que, dans certains ovocytes du moins, le corps central disparaisse complètement. Néanmoins, les granules chromatiques qui en proviennent pourraient se trouver cachés par les tétrades. Nous avons d'ailleurs observé un ovocyte où les deux tétrades, déjà en train de se placer au fuseau, sont encore rattachées à un corps central, FIG. 225. Nous reviendrons plus loin sur la question de la signification du « corps central ».

4. *Nucléoles.* — Il reste à signaler la présence constante, dans les aspects de la période que nous décrivons, de nucléoles de taille relativement petite, qui se rencontrent à tous les degrés de chromaticité ou de déchromatinisation. Un aspect un peu particulier, déjà noté du reste, est celui où le nucléole se présente sous forme d'anneau, soit chromatique, soit plus ou moins pâle. Il a été démontré au reste dans d'autres objets que cette forme d'anneau n'est qu'une étape de l'évolution normale des nucléoles. Nous n'y insistons donc pas davantage.

Chapitre II.

Sériation réelle des stades nucléaires.

Nous avons, dans les pages qui précèdent, en décrivant les divers types nucléaires qui s'observent dans l'ovaire de l'*Ascaris*, suivi l'ordre où on les

rencontre successivement depuis le bout aveugle du tube sexuel jusqu'à son extrémité inférieure. Avant de tenter, d'après cette documentation, une interprétation de l'évolution méiotique chez l'*Ascaris*, il faut examiner de plus près la sériation même que nous venons de décrire, à l'effet de contrôler si l'échelonnement des *aspects* dans l'*espace*, tout le long du tube ovarique, correspond bien réellement à la succession des *phénomènes* dans le *temps*. Que la solution de cette question préalable s'impose de toute nécessité, le lecteur le comprendra aisément.

Nous avons eu l'occasion, au début de notre description des types nucléaires successifs, de signaler l'extrême pénurie de figures de division que nous avons constatée dans la région goniale. De ce fait il est permis de conclure — la chose est d'ailleurs admise par tous les auteurs pour l'*Ascaris* et récemment encore a été démontrée pour le *Moniezia* par Richards (11) — que les cinèses de multiplication ne se produisent que par périodes plus ou moins espacées.

Au point de vue de la sériation que nous voulons tenter ici, il en résulte deux choses : d'abord, il est possible que les lots d'ovocytes issus par intervalles de la multiplication périodique des ovogonies ne suivent pas, dans le développement ultérieur qu'ils subissent, une marche également rapide, et par conséquent il se peut que l'on rencontre certains stades d'évolution relativement jeunes localisés dans le tube ovarique à la suite de stades plus avancés — ou encore, que l'on rencontre à plusieurs reprises, en des niveaux différents de la longue gonade, un même stade de développement. En second lieu, il est possible que dans une sériation fondée sur l'examen d'un *nombre restreint d'ovaires*, certains stades ne se trouvent pas représentés. La difficulté, on le voit, est d'intérêt capital au point de vue d'une interprétation quelque peu sérieuse. Nous voulons donc, dans ce nouveau chapitre, rechercher quelle est *la véritable succession* des stades et examiner en outre si la sériation que nous estimons vraie est aussi une *sériation complète et sans lacune*. Ce dernier point toutefois sera mieux établi par la comparaison que nous ferons dans un chapitre suivant entre la sériation que nous proposons et celle qui a été fixée ailleurs pour d'autres objets.

Pour établir la succession réelle des stades rencontrés au cours de notre étude purement objective, nous aurons recours à un double diagnostic.

Le premier, que nous sommes en droit à coup sûr de ne point négli-

ger, nous le trouvons dans la *distribution* relative elle-même des ovocytes tout le long du tube ovarique. Cette distribution nous fournit déjà en effet, du moins dans une certaine mesure, une sériation toute naturelle qui porte en elle-même son contrôle et sa garantie. Rappelons encore ici, pour prévenir une objection possible, que cette distribution toute locale, encore qu'elle ne se présente pas en une juxtaposition de massifs bien définis à l'intérieur desquels toutes les cellules auraient le même aspect, ressort cependant à suffisance d'une succession de zones où les différents stades, se compénétrant plus ou moins, finissent par atteindre toutefois une prédominance assez nettement accusée. Le second élément diagnostique, et le plus important, se tire de la discussion des aspects eux-mêmes et de leurs rapports entre eux. Cette *analyse interne* des aspects sera donc dans cette étude spéciale de la sériation notre principal élément d'argumentation. Avouons du reste que, dans notre objet, cette analyse interne à elle seule risquerait parfois de laisser la solution en suspens si l'argument de localisation ne venait la compléter ou du moins en confirmer telle conclusion probable. Après cela, il nous restera, comme nous l'avons dit plus haut, à corroborer, dans un chapitre ultérieur, les résultats que nous croirons pouvoir énoncer dans ce chapitre, par l'homologation de nos aspects sériés avec les types établis dans d'autres objets.

1. *Rapport des types* A, A′, B, B′, C.

Il est tout d'abord assez facile d'établir la postériorité des noyaux du type C, FIG. **41**, par rapport à ceux des types A, A′, B, B′. Le premier se rencontre en effet dans une région de l'ovaire certainement postérieure à celle où se présentent les quatre derniers. A vrai dire, le type C se trouve voisinant presque partout avec les types B et B′, mais cela à un moment où les deux autres A et A′ ont complètement disparu. Or, dans une zone antérieure nous trouvons déjà les types B et B′ eux-mêmes entremêlés aux noyaux A et A′, ce qui établit à l'évidence l'antériorité de ces quatre types A, A′, B, B′, par rapport au stade C. Remarquons d'ailleurs que ce stade C, quoique offrant à première vue une apparente ressemblance d'aspect avec les figures des stades A′ et A, diffère nettement de ceux-ci par les divers caractères que nous avons analysés dans la description que nous en donnons plus haut (voir page 316).

Il reste donc à savoir lequel des deux groupes de noyaux A, A′, ou B, B′, précède l'autre. La solution de ce point pourrait paraitre difficile,

étant donné qu'on trouve constamment les noyaux des deux premiers types mêlés aux types B et B'. Néanmoins, il nous paraît clair que les types A, A' sont antérieurs aux deux autres. Le problème pourrait s'éclairer par le fait que les quatre types en cause se trouvent, comme nous l'avons fait observer dans notre description, dans une région où se produisent encore des cinèses goniales, où par conséquent doivent se rencontrer à la fois des aspects de repos gonial et de repos cytaire. Toutefois, pour ne rien préjuger de la question de savoir si le repos somatique et le repos cytaire présentent nécessairement des caractères morphologiques différents, nous préférons ici ne pas nous attarder à l'analyse interne des noyaux en discussion et établir par une autre voie l'antériorité des deux premiers sur les seconds. Cette antériorité s'appuie sur un double raisonnement.

Tout d'abord, dans nos premières coupes se rencontre le mélange constant des types A, A' et B, B', puis succèdent dans les segments suivants les aspects des types B et B', entremêlés cette fois au nouveau stade C, avec toutefois cette réserve importante que A, A', dans cette seconde zone, ont complètement disparu. La conclusion s'impose, car ici rien ne justifie l'hypothèse d'un chevauchement de stades dans le tube ovarique. D'ailleurs, cette hypothèse est en contradiction avec notre second argument.

Il existe en effet, si le lecteur veut bien se rappeler la description que nous avons donnée de ces différents stades, une transition graduelle du stade B au stade C en passant par B' : la recoloration et l'allongement des travées du type B dans les aspects du type B' conduisent directement aux aspects des noyaux du type C à filaments minces, sinueux encore, mais déjà rectifiés avec appariements marqués.

Il reste enfin à se demander si les noyaux analysés ici répondent à des stades qui se suivent immédiatement dans la sériation, ou si, au contraire, il ne faudrait pas intercaler entre eux une étape que nos préparations ne nous auraient pas révélée. Mais nous ne toucherons ce point que lorsque nous examinerons la valeur de nos différents types nucléaires en les comparant avec les aspects décrits ailleurs. Il nous suffit ici d'avoir établi que les noyaux des types A, A', précèdent les noyaux B et B' et que le type C est lui-même postérieur dans la marche du développement aux quatre premiers.

2. *Rapport des types* C, D *et* D'.

Le rapport de dérivation du type C au type D nous paraît absolument clair, comme le lecteur lui-même peut en juger par l'acheminement pro-

gressif de nos figures. Le type net du stade C, FIG. **40**, **41**, rejoint en effet le type franc D, FIG. **48** et **49**, par un étirement graduel des filaments et une rectification de plus en plus prononcée de leurs sinuosités. Si on songe qu'à cette évolution se superposent des appariements de plus en plus saillants et, à un moment donné, une certaine orientation des éléments chromatiques, on verra que le stade D', considéré surtout dans ses manifestations les plus caractéristiques, FIG. **55** et **56**, se rattache sans hiatus au stade D. Les dualités si nettes des FIG. **55** et **56** sont d'ailleurs annoncées dès le stade D, FIG. **45** et **48**.

3. *Rapport des types* D', E *et* E'.

Le lien du type D' au type E est pareillement évident. Le stade de rétraction représente en effet manifestement un phénomène — ou un accident — saisissant les éléments chromatiques dans le noyau D'.

Les filaments, à l'intérieur du massif rétracté, conservent en effet absolument la structure et la situation relative qu'ils avaient au stade précédent. D'ailleurs, comme nous l'avons indiqué plus haut, la rétraction s'annonce déjà dès le stade D' par quelques condensations partielles qui ne feront qu'aller en s'accentuant. Quant au rapport du type E' au type E, il suffit de faire remarquer que E' n'est pas autre chose que le type E maintenant distendu. Les types de transition signalés au chapitre de la description sont assez clairs.

4. *Rapport des types* F, G *et* H.

Par l'intermédiaire de E' le type F se rattache certainement au type E. Mais la question de la dérivation des trois types suivants, F, G et H, est loin d'admettre une solution affirmative aussi aisée.

Au sortir d'une zone exclusivement occupée par des aspects du type F, on voit apparaitre d'autres aspects rappelant à première vue les types des stades D et E : entrelacements de filaments avec contraction unilatérale, au moins amorcée, des filaments dans la cavité nucléaire. (Comparez les FIG. **48**, **49**, **50**, **55**, **56**, avec les FIG. **71**, **72**, **74**, **77**, **78**.) Cette analogie amène naturellement l'observateur prudent à se demander si l'on ne se trouverait pas ici en présence d'un chevauchement de stades résultant d'une discordance dans le rythme du développement des diverses générations d'ovocytes. Cette hypothèse que nous avons envisagée, ne résiste pas ce-

pendant à une analyse plus attentive. Les filaments des types G, comparés à ceux des aspects D et D', se montrent en général plus épais et de contours plus fermes; on n'y remarque plus guère une certaine orientation qui se marquait assez visiblement dans les noyaux D.

Quant à la contraction nouvelle qui se découvre dans les noyaux du type H, FIG. 85, 234 et 237, elle ne ressemble à la première contraction observée dans les aspects E précédents, FIG. 57, 58, 227, que par le seul fait que précisément de part et d'autre il y a contraction; les filaments en effet qui entrent dans la seconde contraction sont manifestement plus épais que ceux qui composaient tout-à-l'heure le premier pelotonnement. Enfin, l'observation des types ultérieurs nous suggère un nouveau motif de rejeter l'hypothèse d'un chevauchement de stades : c'est qu'il est impossible de rattacher les aspects du type F à un quelconque des aspects des stades postérieurs à H. Nous avons d'autre part fourni dans notre description toutes les indications et signalé les diverses étapes qui fondent la dérivation du type F au type G. Le stade H d'ailleurs représente à l'évidence une contraction qui prend la masse des filaments du stade G précédent, complètement développé, FIG. 73, 74. 231.

5. *Rapport des types* H *et* I.

Ici encore le rapport ne nous semble pas douteux. Le nouveau stade I nous montre en effet à son début les filaments sortant de l'étape de seconde contraction et se détendant peu à peu dans la cavité nucléaire. En même temps ces filaments s'épaississent encore et affectent les aspects de double dualité que nous avons soulignés dans notre description antérieure et sur lesquels nous nous étendrons plus loin au chapitre de la sériation comparée.

6. *Rapport des types* K *et* I.

Nous avons dit plus haut qu'avec l'apparition des aspects du type K s'ouvre une fort longue période dans l'évolution de l'ovocyte. Nous ne distinguons pas dans cette période des stades proprement dits, mais seulement deux groupes généraux d'aspects déjà décrits plus haut. Dans chacun de ces groupes se produit à l'intérieur du noyau un va-et-vient de chromatine, apparemment très capricieux, mais respectant toutefois certains éléments fondamentaux de structure, dégagés déjà dans la description.

La succession des aspects du premier groupe K, relativement aux types antérieurs, serait déjà garantie à suffisance par ce fait qu'ils occupent *seuls* désormais une immense étendue du tube ovarien en aval des stades précédents, ce qui écarte du coup la question du chevauchement des stades. Ces aspects sont donc certainement postérieurs aux aspects du type I. De plus, leur structure les rattache directement à ces derniers. Entre ceux-ci et les aspects actuels il n'y a d'autre différence qu'un épaississement des formations chromatiques, un écartement plus prononcé de leurs branches appariées en dualités, soit primaires soit secondaires, et l'apparition très irrégulière d'empâtements chromatiques sur les travées du réseau filamenteux. S'il y avait à signaler une particularité, ce ne pourrait être que cette importance croissante de certaines masses chromatiques, de forme extrêmement variée et peu définissable, il est vrai, absolument distinctes des chromosomes, FIG. 110, 114, 115, 118. 119. Peut-être ces masses sont-elles une première ébauche de ce que nous avons appelé dans les aspects postérieurs le « corps central » ? Mais nous ne pouvons présenter pour le moment cette conception que sous une forme purement hypothétique.

La région des noyaux se rapportant au second groupe des aspects du type K, se rattache à celle qu'occupent les noyaux du premier groupe de ce type par quelques segments de l'ovaire où l'analyse découvre des aspects de transition fort clairs entre les deux groupes, comme ceux que nous avons signalés p. ex. dans la description des FIG. 139 et 140.

Les aspects du second groupe se multiplient ensuite rapidement, tandis que disparait d'une manière définitive le stade de transition et que s'amorcent déjà les aspects du type tétradique final.

Le second groupe, certainement postérieur au premier par sa localisation même, comme nous venons de le rappeler, a bien dû dériver par conséquent du premier par un processus physique dont les indices doivent pouvoir se découvrir. De fait, nous avons décrit ces indices précédemment : décoloration partielle, mais poussée cependant à un degré fortement marqué -- en même temps « spongification », boursouflement comme nous avons dit, des bandes chromosomiques. Ajoutons que dans ces noyaux pâles les bandes boursouflées qui sont, à n'en pas douter, les homologues des chromosomes du stade précédent, révèlent toujours également les dualités principales, FIG. 145, 146, et même, dans certains aspects plus favorables, des indices des dualités secondaires persistantes, observables surtout dans certaines terminaisons des bandes chromatiques décolorées, FIG. 144 par exemple.

7. *Rapport du type* L *et des types* K.

L'apparition des noyaux du type L, FIG. **147**, **148**, etc., ouvre ce que nous avons appelé le stade de formation *définitive* des tétrades. Il en est de ce stade comme de ceux qui le précèdent immédiatement : sa situation topographique même dans l'ovaire détermine à elle seule et absolument la place qu'il doit occuper dans la sériation. Cette indication se confirme du reste par l'aspect général des ovocytes maintenant entièrement et fortement développés, nettement distincts aussi de leurs voisins, encore que la lumière du tube sexuel en soit bourrée. Quant aux caractères internes des noyaux situés en tête de la série des segments sur lesquels s'étend cette dernière période étudiée par nous, ils se rattachent très directement aux caractères des noyaux du dernier groupe précédent. Il s'est produit en effet dans les tronçons spongieux une reprise de chromatisme qui amène petit à petit la reconstitution de filaments à contours mieux définis. Nous avons signalé quelques étapes intermédiaires de cette évolution dans la description de nos FIG. **147**, **148** et **149**.

C'est à partir de ce moment que commence à apparaître la forme typique définitive du système tétradique.

La sériation précise et détaillée des différentes étapes de cette formation des tétrades définitives n'a pas, au point de vue où nous nous plaçons, une importance théorique considérable. La série de nos figures ne représente donc pas d'une figure à l'autre un acheminement réel et méthodiquement suivi, mais fournit plutôt différents aspects plus intéressants de ces stades. Toutefois, une sériation générale s'impose à l'intérieur même de cet ensemble à raison tout d'abord de la situation relative dans l'ovaire des zones particulières que nous y distinguons, à raison encore de la dérivation nécessaire des formes tétradiques par rapport l'une à l'autre.

Dans l'ensemble des derniers segments que nous considérons dans ce travail, se marquent, en effet, trois zones suffisamment distinctes : une première, qu'on pourrait appeler la zone de préparation des tétrades définitives, correspondant à peu près aux aspects représentés dans nos FIG. **144** à **161**; — une seconde étape dans laquelle les systèmes tétradiques apparaissent très nettement en même temps que le corps central, FIG. **162**; — une troisième enfin, zone terminale, où les deux tétrades sont définitivement isolées. C'est ici que nous arrêtons, comme nous en avons déjà averti le lecteur, notre sériation; ces tétrades isolées sont prêtes à subir les cinèses de maturation.

La sériation logique basée sur le rapprochement des différents aspects confirme celle que suggère leur topographie; nous l'avons d'ailleurs exposé en détail dans la partie descriptive de notre travail.

En résumé, il résulte de tout ce chapitre que la succession des images nucléaires tout le long du tube ovarique traduit bien la succession des phénomènes dans l'évolution des éléments sexuels. Seulement il ne s'ensuit pas encore que cette sériation, si elle est sans chevauchement et sans répétition, soit en même temps complète et sans lacune. Les divers types nucléaires, que nous avons distingués, se succèdent les uns aux autres selon l'ordre que possèdent dans l'alphabet les lettres qui leur servent d'étiquette. Seulement notre matériel nous a-t-il montré *tous* les stades? La réponse à cette question, fondamentale au point de vue de l'interprétation, exigerait la préparation d'autres ovaires avec toutes les minutieuses précautions que nous avons indiquées. Les loisirs nous manquent pour entamer, en ce moment, cette longue manipulation. Mais la réponse à la question que nous venons de soulever, sera fournie en partie par le chapitre suivant, où nous comparerons la sériation des aspects dans l'*Ascaris* avec la sériation qui est devenue classique pour la maturation.

Chapitre III.

Homologies des stades nucléaires de l'Ascaris.

La comparaison entre les aspects que nous avons décrits et ceux qui, dans des objets plus clairs, composent l'évolution complète de la maturation, est un point d'importance capitale. et si notre longue étude de l'*Ascaris* n'aboutissait qu'à établir, ainsi que nous nous y croyons autorisé, des homologies de sériation assez nettement définies entre cet objet difficile et les objets plus aisés à interpréter, nous nous trouverions payé de notre peine.

1. *Zone de multiplication et zone de maturation.*

La première question à trancher est de savoir où commencent, dans nos types nucléaires du début, les phénomènes *ovocytaires?*

Il est certain que les noyaux A et A', FIG. 6-21, ainsi que nous l'avons déjà dit, appartiennent à la région goniale. Ils ont en effet une ressem-

blance frappante avec les aspects de noyaux somatiques bien connus par les travaux antérieurs. Il est certain aussi d'autre part que les noyaux des types C et D appartiennent déjà à la prophase ovocytaire : ceci résulte non seulement de la continuité des aspects qui les relient aux stades ultérieurs qui conduisent graduellement aux tétrades, mais aussi, comme nous allons le voir plus en détail, de leur indubitable ressemblance avec les images initiales de la prophase hétérotypique dans une foule d'autres objets où la sériation s'observe plus aisément.

Cela étant, il est clair que les noyaux du type B représentent le *repos cytaire*, car ils se rattachent directement aux noyaux C.

La seule question qui se pose est de fixer le stade réalisé dans les noyaux des types A et A' et de déterminer ses relations éventuelles avec les noyaux du type B suivant.

Si nous comparons les noyaux A et A' avec les figures publiées par d'autres auteurs, ces noyaux nous apparaissent comme offrant les aspects du repos et de la prophase somatiques. Seulement, faut-il admettre que des aspects de ce genre résultent de la dernière cinèse goniale et fassent ensuite passage aux aspects du repos cytaire (noyaux B)? ou bien faut-il plutôt faire dériver directement ces noyaux B de la dernière télophase goniale?

Pour trancher la question, il nous faudrait avoir à notre disposition un matériel fixé au moment précis où se produisent les cinèses de multiplication périodiques, ce qui permettrait d'observer l'évolution télophasique toute entière. Faute de pouvoir observer précisément ces stades, nous ne pourrons établir que par des voies indirectes la valeur des filaments qui, au stade C, se dégagent des noyaux B.

2. *Stades de la prophase hétérotypique.*

A un premier examen des préparations — et le lecteur pourra s'en convaincre par l'examen des FIG. **40** à **130**, **226** à **254**, — il est impossible de ne pas être frappé de la ressemblance que montrent les images de l'*Ascaris*, considérées isolément les unes des autres, avec les aspects, classiques ailleurs, de la prophase hétérotypique. Cependant, lorsqu'on descend dans le détail et que l'on s'efforce de retrouver ici l'*enchaînement* des stades observé ailleurs, on se heurte d'abord à de nombreuses difficultés. Nous croyons néanmoins être arrivé à découvrir ici non seulement les images classiques de la prophase hétérotypique, mais même la sériation de stade qui définit l'étape synaptique. Il va sans dire d'ailleurs, nous tenons à le rappeler ici

au lecteur, qu'une sériation du genre de celle que nous allons proposer, ne va pas sans une certaine dose d'interprétation sur la portée des phénomènes. Pour mieux établir notre sériation comparée, nous referons dans notre exposé le chemin que nous avons parcouru nous-même dans notre étude de la question.

Le premier point de repère à établir est le *stade pachytène*. Ce stade est bien en effet, comme le faisait déjà remarquer Grégoire en 1904, le stade central par rapport à tous ceux qui constituent l'étape de la prophase hétérotypique. Or, c'est précisément à identifier ce stade dans notre objet que nous avons éprouvé une première difficulté.

Longtemps nous avons cru que les figures du type H, fig. 81, 85, 87, pourraient correspondre à ce stade pachytène. On y voit en effet des rubans épais et chromatiques, orientés plus ou moins en anses et ramassés, dans un certain degré, en un pôle du noyau. Il est bien vrai que nous n'arrivions pas à dénombrer ces anses ni à découvrir les bouts libres des filaments épais qui les constituent. Mais cela pourrait s'expliquer par la longueur particulière de ces rubans, et de ce côté rien ne s'opposerait alors à l'identification de ces noyaux H avec les noyaux pachytènes. — Seulement d'autres caractères, que révèle l'analyse de ces figures, rendent absolument impossible cette assimilation. D'abord, les rubans chromatiques ne présentent pas l'aspect plus ou moins moniliforme qu'offrent toujours ailleurs les anses pachytènes. De plus, le pôle du noyau demeuré libre de la présence de ces rubans épais, n'est cependant pas dépourvu d'un certain nombre de filaments chromosomiques; il contient au contraire des aspects de dualités très claires, très larges, dessinées par des filaments plus minces et moins chromatiques, en continuité avec les filaments épais fortement colorés. Enfin, et surtout, les rubans chromatiques eux-mêmes sont par endroits nettement entrelacés deux par deux, fig. 81, 87, 89. Ces figures ne peuvent donc pas correspondre au stade pachytène, tel du moins qu'il est connu dans les objets classiques, tel, par exemple, que nous avons pu le voir nous-même dans le *Sagitta*, sur les préparations de notre ami Bordas (1912).

Après avoir écarté cette première homologie pour les noyaux H, nous avons pensé qu'il fallait au moins voir ici un stade occupant dans la sériation chez l'*Ascaris* la même étape du développement que celle qui est représentée ailleurs par le stade pachytène, en ce sens que les noyaux en question auraient représenté, comme ailleurs le pachytène, le résultat de

l'association deux à deux des filaments minces du stade leptotène, avec cette réserve toutefois que dans le cas présent, l'association serait demeurée assez lâche, n'aboutissant pas à former des anses apparemment indivises.

Cette nouvelle interprétation nous a encore, pendant assez longtemps, paru très plausible et, malgré certaines difficultés, capable de fournir un point d'appui sérieux pour la sériation logique des stades antérieurs et des stades suivants.

Nos essais de sériation et d'interprétation, fondés sur cette opinion, n'ont pas résisté toutefois à l'épreuve, et voici les considérations qui nous ont fait à nouveau abandonner cette seconde manière de voir concernant les noyaux du type H.

D'abord, dans les autres objets, le stade pachytène succède toujours immédiatement aux noyaux synaptiques à dualités de filaments minces. Or, plus nous observons nos figures et nos préparations, plus il nous parait évident que ce sont les noyaux des types D, D' et E, FIG. **45**, **49**, **55**, **56**, **57**, **58**, qui correspondent aux aspects lepto-zygotènes classiques et aux noyaux zygotènes contractés [1]. Mais entre eux et les noyaux H s'intercale une portion relativement longue du tube ovarique, dans laquelle nous avons pu distinguer trois stades (E', FIG. **62**; F, FIG. **63**; G, FIG. **73**), qui n'auraient donc pas leur équivalent dans la sériation normale, au cas où nous rapporterions le type H au stade pachytène classique.

Nous avons été ainsi amené à penser que ces noyaux H ne correspondent ni morphologiquement ni physiologiquement aux vrais noyaux pachytènes et qu'il faut chercher dans une autre voie la comparaison avec la sériation typique. Voici donc les homologies qui nous paraissent finalement les plus probables, ou même assez certaines.

Comme nous venons de le dire, il nous semble clair que les noyaux du type D, FIG. **45**, **49**, représentent le stade leptotène ou lepto-zygotène des autres objets, les noyaux des types B', FIG. **36**, et C, FIG. **41**, montrant ainsi le phénomène de « leptoténisation » subi par les noyaux cytaires au sortir de leur repos (noyaux du type B). Cette homologation des stades C et D nous semble ressortir à l'évidence de la comparaison avec les noyaux lepto-zygotènes appartenant à des groupes systématiques fort variés. Citons seulement à cet égard : les Batraciens, les Vers, les Insectes, les Mammifères.

---

(1) Nous n'attachons ici à cette désignation de « zygotène » qu'un sens purement descriptif : elle s'applique au stade qui, immédiatement avant le stade pachytène, montre des dualismes de filaments minces.

Poursuivons. Les noyaux D', FIG. 55 et 56, et E, FIG. 57 et 58, qui succèdent certainement (v. Chap. II) aux noyaux D et qui montrent des filaments nettement appariés, ne peuvent correspondre qu'au zygotène, avec une légère contraction dans le noyau E. Encore une fois, la comparaison avec les aspects de ce stade dans d'autres objets est ici éloquente.

Les noyaux du type E' soulèvent maintenant une difficulté. Dans les autres objets on voit, au stade de noyau zygotène contracté, succéder un stade *pachytène en bouquet*, puis un second stade où les anses pachytènes, en *dédoublement longitudinal*, se distendent dans la cavité nucléaire, enfin un stade *strepsitène* où les anses sont constituées de deux filaments très nets et largement entrelacés.

Ici il semble, à première vue, que l'on ne retrouve aucun aspect homologue de ceux que nous venons de rappeler, sinon dans les détails morphologiques au moins dans la portée physiologique.

Et cependant, nous croyons qu'ici encore l'homologie se poursuit avec les objets classiques. Pour le montrer, considérons d'abord les noyaux du type F, FIG. 63, qui, à première vue, ne paraissent répondre à rien de ce que l'on voit ailleurs. Remarquons premièrement que les dualités n'existent pas seulement dans les tractus plus chromatiques, mais aussi dans toute l'étendue de la structure nucléaire. Même un examen attentif montre que les dualités sont plus nettes, parce que plus lâches, dans la partie moins colorée, et que si certaines portions sont plus colorables, c'est que les deux filaments qui les composent sont plus étroitement rapprochés et entrelacés. A cause de ces particularités mêmes, ces aspects ne peuvent pas s'interprêter comme représentant des noyaux zygotènes, car dans ceux-ci les filaments sont toujours également chromatiques et montrent également toujours une orientation plus régulière dans le noyau. Au contraire, ces aspects de dualités répandus dans la cavité nucléaire toute entière et s'y croisant dans tous les sens, répondent bien à ce que l'on observe souvent au stade strepsitène.

Remarquons en second lieu que les noyaux ont pris des dimensions plus grandes qu'aux stades précédents et que c'est là encore un fait qui souvent signale le stade strepsitène.

Observons enfin que, dans beaucoup d'objets, le stade strepsitène s'accompagne d'une sorte de distension de la structure chromosomique et d'une diminution de la colorabilité. C'est ce que Bordas (12) a appelé le « noyau strepsitène d'accroissement ».

Pour toutes les considérations que nous venons d'exposer, nous

croyons pouvoir considérer les noyaux du type F, FIG. **63**, comme des noyaux strepsitènes.

Par le fait, les noyaux du type G, FIG. **73**, deviennent très faciles à localiser dans la sériation; les dualités extrêmement claires et chromatiques qu'ils renferment sont des anses strepsitènes en épaississement et en raccourcissement.

Nous pouvons maintenant revenir aux noyaux E', FIG. **62**. Leur signification nous paraît claire. Intercalés entre le zygotène et le strepsitène, ils ne peuvent correspondre qu'au stade *pachytène*, ou mieux à l'étape pachytène.

Seulement deux hypothèses sont ici possibles.

Ou bien, notre sériation est complète et alors il n'y aurait pas dans l'*Ascaris* de vrai stade pachytène se présentant avec les caractères que nous avons définis plus haut. Les noyaux E', FIG. **62**, en effet, montrent des anses *très nettement* doubles, c'est-à-dire composées de deux filaments assez écartés l'un de l'autre, contrairement à ce qui se constate dans les noyaux pachytènes authentiques. Nous serions ainsi amené à dire que, dans l'*Ascaris*, le rapprochement des filaments appariés n'arrive pas jusqu'au contact étroit que l'on observe dans beaucoup d'autres objets et que par conséquent du stade zygotène (noyaux D' et E) il y a passage direct au stade de dédoublement longitudinal (noyaux E').

Ou bien, seconde hypothèse, notre sériation n'est pas complète; entre les noyaux E et les noyaux E' s'intercaleraient deux stades que nous n'avons pas rencontrés, d'abord un stade d'anses pachytènes encore un peu sujettes au ramassement, puis un stade d'anses pachytènes déroulées dans la cavité nucléaire : les noyaux du type E' montreraient le dédoublement longitudinal de ces dernières anses.

Pour les raisons que nous avons dites plus haut, il n'est pas impossible que notre sériation soit incomplète ([1]). Toutefois, nous voulons faire remarquer d'autre part qu'étant donnée l'extrême fréquence du stade pachytène dans les autres objets — fréquence qui résulte évidemment de la longue durée de cette étape — il nous semble improbable que ce stade, s'il existait dans l'*Ascaris*, pût manquer complètement dans un ovaire. D'ailleurs, les noyaux du type E' paraissent se relier directement, ainsi que nous l'avons fait observer plus haut, aux noyaux du type E.

([1]) V. page 335.

Aussi nous voyons-nous forcé de nous rallier à la première interprétation : il n'y a pas de vrai stade pachytène, au sens typique, dans l'*Ascaris*.

Rappelons du reste que, dans certaines maturations le stade pachytène parait aussi « être sauté », les noyaux zygotènes faisant directement passage aux noyaux strepsitènes. C'est le cas, d'après von Baehr (12), pour les spermatocytes de *Aphis saliceti*.

D'après tout ce que nous venons de dire, il nous paraît que la sériation suivante se présente avec un très haut degré de probabilité : les noyaux B, fig. 22, représentent le repos cytaire; les noyaux B', fig. 32, et C, fig. 41, montrent le phénomène de la leptoténisation, tandis que les noyaux D, fig. 45-49, offrent les aspects du leptotène mieux défini avec début d'appariement, ce que nous appellerions, dans un sens descriptif, le lepto-zygotène. Les noyaux D', fig. 55, et E, fig. 57, sont les noyaux zygotènes.

Quant aux noyaux du type E', fig. 62, dont nous venons de discuter longuement la signification, ce sont les noyaux à anses doubles distendues préparatoires au stade suivant, le strepsitène d'accroissement, représenté par les noyaux F, fig. 63.

Enfin les noyaux G, fig. 74, offrent les aspects du strepsitène en raccourcissement.

Jusqu'ici, les homologies entre l'*Ascaris* et les objets classiques pour cette période nous paraissent claires.

La question se pose maintenant de savoir quelle valeur il faut attribuer aux noyaux du type H. Nous pensons qu'il faut les homologuer au stade qu'on a appelé ailleurs le stade de *seconde contraction*, caractérisé par une certaine orientation des anses strepsitènes autour d'une région du noyau, ce qui entraine en même temps un ramassement plus ou moins prononcé des anses.

Rappelons en effet que les anses chromatiques, qui, dans les noyaux H, se trouvent ramassées en un pôle du noyau, sont strepsitènes : elles sont tout à fait identiques aux anses strepsitènes des noyaux G dont elles dérivent. D'ailleurs, ces anses plus chromatiques se prolongent par des portions moins colorables de filaments qui, eux, sont nettement strepsitènes. Enfin, dans les noyaux de la seconde série de nos préparations, nous trouvons, au stade correspondant à celui dont nous nous occupons, fig. 233 à 238, des filaments entièrement colorables, clairement constitués de deux branches entrelacées et dont la disposition en anses orientées rappelle d'assez près les figures classiques de seconde contraction (Farmer, 05, Grégoire, 06).

Les stades qui succèdent aux noyaux H ne font aucune difficulté : il est clair que les noyaux I montrent les anses strepsitènes des noyaux H, à nouveau distendues dans la cavité nucléaire et que, au stade K, commencent les phénomènes du « grand accroissement », communs à toutes les ovogénèses.

Les homologies que nous venons d'établir entre la succession des stades que nous observons dans l'*Ascaris* et la sériation reconnue, dans les autres ovogénèses, pour l'étape synaptique, nous paraissent assez naturelles. A vrai dire, notre seule difficulté à les proposer comme définitives même en ce qui concerne les stades qui précèdent le grand accroissement de l'ovocyte, c'est que nous gardons quelque incertitude sur le point de savoir si tous les stades essentiels étaient réellement représentés dans l'ovaire que nous avons débité en une suite continue de coupes. Nous avons toutefois donné plus haut nos raisons d'admettre que notre sériation est complète : le seul stade qui pourrait nous avoir échappé serait le stade pachytène véritable : or, nous avons dit pourquoi nous pensons que ce stade fait réellement défaut dans l'*Ascaris*.

En tout cas, il sera maintenant assez facile d'arriver sur ce point très important à une conclusion définitive; il suffira de recueillir les ovaires de divers individus, pris à des moments différents, et d'en fixer une longueur à peu près équivalente à 35-40 centimètres. On pourra ainsi observer tous les stades qui précèdent le grand accroissement. Il faudra d'ailleurs étudier des matériaux diversement fixés et ne négliger aucune des conditions qui assurent une rapide pénétration du réactif de fixation. Si nous avons dû nous contenter d'un seul fixateur, c'est parce que la préparation et l'étude des innombrables coupes sériées issues d'un seul ovaire a suffi pour nous prendre un temps énorme. Maintenant que le repérage du tube ovarique est établi par nos recherches, on pourra se contenter d'étudier certains tractus de ce tube.

La sériation que nous venons de proposer ne rencontre aucune difficulté dans les travaux qui ont été publiés sur la maturation dans l'*Ascaris*; et la raison en est simple, c'est que tous ces travaux sont, au point de vue qui nous occupe, extrêmement incomplets.

Griggs (06) commence son étude par des figures qui semblent se rapprocher de nos types I et K et en particulier de nos FIG. **104**, **105**, **106**, **107**. L'auteur donne ses premières figures comme succédant immédiatement au repos ovogonial. Notre description montre que Griggs a négligé toute la

longue étape essentielle qui comprend nos types de B à K et qui s'intercale entre le repos cytaire et les stades des premières figures de l'auteur.

La description sommaire et sans figures de SCHOONJANS (09) ne nous permet guère de comparaisons avec nos propres figures.

Il nous est aussi très difficile de trouver des rapprochements entre les quelques figures très petites de SABASCHNIKOFF (97) et les nôtres.

BLANCKERTZ (10) ne commence son étude qu'à un stade très avancé (notre second type des noyaux K), caractérisé par les bandes incolores, FIG. **143**, **145**, **146**.

Les figures de BRAUER (93), ainsi que celles de TRETJAKOFF (04), fournissent, pour la spermatogénèse, de plus nombreux points de contact avec notre sériation. Mais les dessins de ces deux auteurs sont faits à une échelle beaucoup trop petite et sont d'ailleurs trop peu nombreux pour qu'il y ait intérêt à établir des comparaisons précises avec nos propres observations.

Nous concluons donc ce chapitre en disant que la *prophase hétérotypique* dans l'*Ascaris* comporte *tous les stades essentiels de l'étape synaptique*, sauf la formation d'anses pachytènes parfaites orientées en bouquet. Voici la série de figures qui montre l'acheminement normal des phénomènes depuis le repos cytaire : FIG. **22**, FIG. **32**, FIG. **41**, FIG. **45** et **48**, FIG. **55**, FIG. **57** et **227**, FIG. **62**, FIG. **63**, FIG. **73** et **74**, FIG. **85** et **234**, FIG. **90** et **240-242**, FIG. **104**, **123** et **127**.

CHAPITRE IV.

Questions d'interprétation.

Notre intention, dans ce chapitre, n'est pas de proposer au lecteur une interprétation complète de l'évolution ovocytaire dans l'*Ascaris* et, en particulier, de la genèse des tétrades. Pour arriver sur ces questions à des résultats satisfaisants, il faudrait réaliser le plan d'études que nous avons esquissé plus haut. Nous voulons seulement ici préciser quelques points qui se dégagent de notre étude et marquer les problèmes qui restent ouverts.

1. Il faudrait avant tout élucider le mode de formation des *chromosomes somatiques* dans les cinèses goniales. Notre matériel ne nous fournit

pas à ce sujet des données complètes. Notons cependant que les FIG. **11** à **21** montrent les filaments chromosomiques en zigzag bien connus dans les prophases somatiques de l'*Ascaris*. Bien que nous n'ayons pas pu observer la façon dont prennent naissance ces filaments « spiralés », une chose est certaine, c'est qu'ils ne sont en aucune façon groupés deux par deux et que par conséquent, chacun d'entre eux représente *un chromosome* somatique. Ils sont d'ailleurs indivis, du moins au début, ou bien ne montrent que de légères indications de clivage longitudinal, FIG. **11** et **12**. Aussi, il nous semble clair que, dans l'*Ascaris*, les chromosomes naissent indivis à la prophase somatique et que leur division longitudinale ne remonte pas à la télophase précédente, ainsi que le pensent, pour d'autres animaux, divers auteurs (BRUNELLI, 09, 10, 11, DEHORNE, 10, 11).

2. Une seconde question qu'il importe de trancher quand on étudie la formation des chromosomes hétérotypiques de l'ovogénèse, est de savoir si les « chromosomes » qui existent dans le noyau avant la période de « grand accroissement », persistent durant cette période jusqu'à la métaphase I. Or, ici, la chose est hors de doute. Nous l'avons dit déjà dans notre description. On ne perd de vue, à aucun moment de la longue étape du grand accroissement, les formations chromosomiques. Le seul stade critique est celui de nos FIG. **141** à **147**, pendant lequel les corps chromosomiques sont presque entièrement incolorables. Mais cela n'empêche pas de les reconnaitre très clairement dans le noyau, sous la forme de rubans pâles, sur lesquels on peut suivre d'ailleurs, à l'entrée de ce stade, une diminution graduelle de chromatophilie, et, à la sortie de ce stade, une reprise graduelle de colorabilité.

3. Nos observations montrent encore, à toute évidence, que, dans l'*Ascaris* comme dans toutes les autres ovogénèses, il est impossible de se rendre compte de l'origine des tétrades, si l'on n'étudie pas les stades qui précèdent le grand accroissement. Ce sont des *chromosomes déjà strepsitènes* qui entrent dans le grand accroissement; les formations chromatiques des FIG. **104**, **105**, **106**, **123**, **124**, **125**, **127**, **130**, **240** **241**, **242**, représentent, à ne pouvoir s'y tromper, des chromosomes à deux branches, absolument analogues à ceux que l'on trouve, par exemple, dans de nombreuses spermatogénèses, au seuil même de la métaphase I. Il est donc certain que les phénomènes *essentiels* de la genèse des tétrades, — c'est-à-dire ceux d'où

dépend la valeur de celles-ci, sinon leur forme définitive, — se sont passés, dès avant le grand accroissement, au moins pour une partie importante.

Aussi Blanckertz (10) ne pouvait-il aboutir à des résultats utiles, en prenant, comme point de départ de l'évolution qui mène aux tétrades, un stade analogue à notre second stade K, c'est-à-dire le stade de nos fig. **143**, **144** et suiv.

Les aspects, où l'auteur voit se produire les tétrades par une association de petits chromosomes, correspondent simplement à des images de décoloration et de recoloration des deux tétrades elles-mêmes, depuis longtemps déjà entièrement ou presque entièrement composées de leurs parties essentielles. On trouve de tels aspects dans nos fig. **161**, **164**, **165**, **166**, **167**, **168**.

4. Jusqu'ici les choses sont assez claires. Voici une première difficulté.

Les chromosomes du début du grand accroissement sont constitués, avons-nous dit, de deux branches dont chacune est creusée d'une fente longitudinale, plus ou moins marquée, fig. **104**, **105**, **123**, **127**, et mieux encore fig. **240**, **241**, **242**. Par quelle transformation ces « chromosomes » deviennent-ils les tétrades définitives, formées de quatre bâtonnets parallèles, fig. **214**? Est-ce par l'accentuation de la fente longitudinale qui se manifeste dans chaque branche, ou bien au contraire, est-ce par le moyen d'un repliement du chromosome sur lui-même en deux bras?

C'est cette dernière hypothèse qui parait être celle que Griggs a acceptée : il semble en effet que sa fig. 1 doit correspondre à notre fig. **104**, par exemple, et que c'est bien au début du grand accroissement que Griggs localise le repliement qu'il admet.

Il faut reconnaitre d'abord que les figures de Griggs sont bien insuffisantes pour établir une conviction. Nous ne voyons pas, entre autres, à quoi pourrait correspondre le très court spirème continu de la fig. 6, où l'auteur trouve l'ébauche de deux tétrades. Quant aux liens que l'auteur montre, dans d'autres figures, entre les deux tétrades en formation, ils représentent certainement les connexions que nous avons décrites entre tétrades et corps central.

Nous ne trouvons nous-même dans nos figures, il est vrai, aucun aspect absolument décisif pour l'une ou l'autre interprétation. Nous dirons toutefois que les fentes longitudinales secondaires, fig. **123**, **125**, **127**, et

surtout FIG. 240, 241, 242, nous paraissent trop claires et trop accentuées pour n'avoir pas un rôle à jouer dans l'édification des tétrades définitives. Aussi, il nous semble au moins extrêmement probable que ce sont les moitiés longitudinales secondaires qui vont, en se raccourcissant, fournir les « bâtonnets » qui constituent chaque tétrade et nous sommes convaincu que les formations des FIG. 104, 123, 240, 241 et autres, sont déjà les « tétrades », où se trouvent marqués les quatre éléments constitutifs. En d'autres termes, si un phénomène de repliement métasyndétique intervient quelque part, dans la genèse des chromosomes, ce n'est pas après les stades dont nous parlons; ce ne pourrait être que durant les étapes antérieures.

5. C'est donc dans les stades qui précèdent le grand accroissement, c'est-à-dire dans les stades de l'*étape synaptique*, qu'il faut, semble-t-il, rechercher tout le secret de l'origine des tétrades. Mais c'est ici surtout que notre embarras est fort grand.

Avant tout, il nous faut mettre en évidence une période importante des phénomènes qui ne paraît pas soulever de difficulté grave, si toutefois notre sériation est complète et si, ainsi que nous le pensons, il faut admettre que la maturation de l'*Ascaris* ne comporte pas de stade pachytène authentique. Nous voulons parler des stades qui s'échelonnent de notre FIG. 55 à notre FIG. 78. Il semble assez clair que les dualités très nettes des FIG. 55 et 56 persistent à travers le premier synapsis, FIG. 57 et 58, jusqu'au stade de la FIG. 62; que ce sont ces mêmes dualités qui, en partie décolorées, se retrouvent dans les noyaux du type F, FIG. 63-69, et se recolorent ensuite dans les noyaux du type G, FIG. 73-78. Tout cela se tient assez bien. Les difficultés concernent, d'un côté, la destinée ultérieure des dualismes des FIG. 73 et 74, c'est-à-dire l'interprétation des FIG. 79-104 ou 232-242, et, à l'autre extrémité, l'origine des dualismes de la FIG. 55, c'est-à-dire l'interprétation des FIG. 22 à 55.

Touchant le premier point, il faut se rappeler que les FIG. 80-89 et 232-239 correspondent, avons-nous dit, au stade de *seconde contraction*. Or, on sait que c'est en ce moment que les auteurs de l'école de FARMER placent un phénomène de repliement des anses chromosomiques qui amènerait la formation des deux branches principales des chromosomes I et traduirait une *métasyndèse*. Faut-il donc admettre ici que c'est à l'aide d'un pareil repliement que nos filaments doubles des FIG. 77, 79 arriveraient aux aspects de la FIG. 104 et que nos anses doubles des FIG. 234 et 235 donne-

raient les chromosomes « tétradiques » des FIG. 240, 241, 242, ou bien, au contraire, faut-il penser que, durant la seconde contraction, il se produit simplement un raccourcissement des filaments doubles issus des stades précédents, accompagné de l'apparition, dès les stades de nos FIG. 88, 89, 90, 240, 241, 242, d'une *fente longitudinale nouvelle* dans chacune des branches primaires. Sans vouloir donner à cette question une réponse définitive, nous tenons cependant à faire remarquer que la seconde interprétation s'accorde mieux que la première avec nos figures. Les branches entrelacées des « chromosomes », après la seconde contraction, FIG. 104, 240, 241, 242, sont, dans leur disposition et leurs allures, absolument semblables aux filaments entrelacés qui constituent les anses chromosomiques de la seconde contraction et qui, certainement, doivent leur origine à des phénomènes antérieurs, FIG. 73, 76, 235. Cela étant, il est plus naturel d'admettre que, à travers la seconde contraction, les filaments entrelacés n'ont fait que se raccourcir pour subir bientôt le début d'un clivage longitudinal. Si les documents que nous possédons ne nous permettent pas d'exclure catégoriquement le repliement « farmérien », ils nous autorisent, du moins, à le tenir pour peu probable.

L'origine des dualismes des FIG. 55 et 56 n'est pas moins difficile à élucider. Que ces dualismes ne proviennent pas d'une division longitudinale subie par les chromosomes-filles de la dernière télophase goniale, ainsi que le pensent, pour d'autres objets, BRUNELLI et DEHORNE, cela du moins paraît certain. Car si l'interprétation précise de l'acheminement des phénomènes prophasiques dans les types B et B', FIG. 22-36, est assez difficile, du moins apparaît-il clairement, dans les FIG. 40, 41, 43, qu'il se forme en fin de compte des filaments en zigzag, indépendants les uns des autres et que, de plus, la ressemblance de ceux-ci avec les filaments d'une prophase goniale, FIG. 14 et 15, doit faire leur accorder la valeur de chromosomes somatiques indivis. Mais cela étant admis, la série des FIG. 45 à 55 peut s'accommoder d'une double interprétation. On pourrait d'abord penser que les filaments des FIG. 41 et 43 s'épaississent pour donner ensuite, *par une division longitudinale authentique*, les filaments doubles des FIG. 55 et 56. Ou bien, on pourrait dire que c'est en s'associant deux par deux que les filaments des FIG. 45 donnent origine aux dualismes des FIG. 55 et 56. Dans la première hypothèse, ces phénomènes n'auraient aucune portée au point de vue de la réduction; dans la seconde, puisque les filaments qui s'associeraient deux par deux, possèdent, comme nous venons de le dire, la valeur de chromosomes somatiques, leur appariement représenterait une *parasyndèse*,

Encore une fois, il n'est peut-être pas difficile de rencontrer, dans un même noyau, des aspects favorables à l'une de ces interprétations en même temps que des dispositions qui plaident pour la seconde. Nous dirons cependant que la grande indépendance que montrent parfois, FIG. **45** et **48**, les deux filaments d'un même « dualisme », nous paraît mieux s'expliquer en y voyant un appariement plutôt que le résultat d'une division longitudinale. Ces aspects sont en effet totalement différents de ceux que montre une division longitudinale de chromosome somatique. Néanmoins, nous ne faisons aucune difficulté à reconnaître qu'il ne s'agit là que d'une interprétation probable.

La parasyndèse qui associerait deux par deux les chromosomes somatiques ne pourrait d'ailleurs être ici que *pseudoréductionnelle* : nous avons vu, en effet, que le stade d'anses pachytènes apparemment indivises fait probablement défaut dans l'*Ascaris* et que les dualismes des noyaux zygotènes se transmettent directement aux anses strepsitènes.

En réunissant tout ce que nous avons dit sur l'origine des tétrades, nous arrivons à considérer celles-ci comme issues probablemsnt d'une parasyndèse pseudoréductionnelle, les deux dyades qui composent une tétrade représentant chacune un chromosome somatique longitudinalement dédoublé.

Si nous n'apportons rien de décisif sur le mécanisme de la réduction, il résulte du moins de nos recherches que les termes dans lesquels doit se formuler le problème et les stades à propos desquels il doit se poser sont *les mêmes que dans les autres objets.* Une étude plus détaillée encore de la région de l'ovaire dont nous parlons ne manquera pas d'apporter des renseignements précieux.

6. Le « *corps central* » soulève, à son tour, divers problèmes. Nous avons vu que les filaments qui réunissent les tétrades au corps central, et le corps central lui-même disparaissent jusqu'à ne laisser subsister qu'un ou plusieurs corpuscules fort chromatiques, FIG. **214-223**

Ces phénomènes demandent à être examinés de plus près. Considérons d'abord les filaments de raccordement entre les tétrades et le corps central. On remarquera qu'ils sont parfois bien semblables à des filaments chromosomiques dédoublés, FIG. **174**. **191**, **192**, **193**, **203**. **208**. On peut donc se demander s'ils ne représentent pas une partie des tétrades elles-mêmes, une

portion terminale, demeurée encore filamenteuse, à ce stade où la substance des chromosomes est dans l'état d'expansion qui caractérise le grand accroissement. C'est bien cette conception qui se dégage pour nous de l'étude des préparations. Mais alors, que signifie la désorganisation de ces filaments? Est-ce une sorte de diminution de chromatine, à comparer, sinon à homologuer, avec la diminution qui se passe au cours des cinèses du soma? Est-ce au contraire un phénomène à mettre en relation avec la production des enclaves vitellines qui s'accomplit en ce moment dans l'ovocyte? Ou bien, enfin, n'est-ce peut-être une désagrégation qu'en apparence seulement? Les filaments de raccordement ne vont-ils pas, en réalité, être repris par les tétrades, au fur et à mesure qu'elles concentrent leur substance? Cette dernière hypothèse pourrait sembler peu probable si on tient compte des figures qui montrent assez clairement une désagrégation de ces filaments, FIG. 194*b*, 195. Néanmoins, nous n'osons pas choisir entre les différentes hypothèses que nous venons d'émettre. La solution dépend d'ailleurs de l'étude du « corps central » lui-même. Il paraît clair qu'une portion de celui-ci, représentée par les granules chromatiques qui accompagnent les tétrades définitives, n'est pas reprise par les tétrades elles-mêmes. Mais, ici encore, que de problèmes! Dans plusieurs figures, nous l'avons fait remarquer, le « corps central » affecte des aspects de tétrades. Constitue-t-il une sorte de « tétrade accessoire », ou bien, étant donné ce que nous avons vu concernant les filaments de raccordement, ne faut-il pas le considérer comme représentant les extrémités voisines, extrêmement rapprochées, des deux tétrades; ou bien enfin, ce corps central est-il une formation toute spéciale? Nous n'en savons rien. Et pourtant la solution de cette question serait importante. C'est du corps central que proviennent, comme le montrent entre autres les FIG. 214 et 219, les corpuscules chromatiques qui accompagnent les tétrades achevées. Or, ces corpuscules déjà observés par BOVERI en 1890 et revus récemment par ZACHARIAS (12), représentent peut-être, ainsi que le pense BOVERI (09), les idiochromosomes des ovocytes de l'*Ascaris*. Il serait donc intéressant de retrouver, par le moyen du corps central, l'origine de ces granules. Nous devons laisser à des recherches ultérieures la solution de cette question.

Signalons encore un problème qu'il nous faut laisser en suspens, à savoir la signification de cet étranglement transversal que nous avons décrit dans certaines tétrades, FIG. 184, 191, 203, 206.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS.

Le présent travail ne représente qu'une première étape dans l'étude de la maturation chez l'*Ascaris*. On espère au moins qu'il pourra servir de guide pour des recherches ultérieures. Les principaux résultats qui paraissent acquis sont les suivants :

1. Nous avons pu, à l'aide d'une méthode minutieusement rigoureuse, — dont devront s'inspirer tous les travaux à venir sur l'*Ascaris*, — fixer la physionomie des nombreux « types » nucléaires que contenait un ovaire tout entier et établir le mode de répartition de ces divers aspects aux niveaux successifs de l'ovaire, ces niveaux étant repérés par la distance qui les sépare de l'extrémité aveugle de l'organe. Par là, toute étude ultérieure se trouvera, dès le début, orientée.

2. Nous avons pu montrer que cette succession des aspects dans l'espace correspond réellement à la succession des phénomènes dans le temps.

3. Chose plus importante, la comparaison entre les types nucléaires de la prophase hétérotypique dans l'*Ascaris* et ceux qui, dans les objets les mieux connus, composent l'*étape synaptique*, nous a montré que *les stades essentiels de cette étape se retrouvent dans notre objet*. Seul, le stade de noyaux pachytènes, si on le définit par des anses paraissant indivises, semble faire défaut dans l'*Ascaris*. Mais nous avons retrouvé les noyaux leptotènes, les noyaux zygotènes (avec ou sans contraction), les noyaux strepsitènes, les « noyaux strepsitènes d'accroissement », la seconde contraction, enfin le grand accroissement. Cette conclusion, il est inutile de le faire remarquer, est très importante.

4. Touchant la nature intime des phénomènes maturatifs et leur relation avec la réduction numérique, nous n'avons pas pu arriver à une interprétation complète. Voici cependant quelques points que nous voulons mettre en relief.

a) Les chromosomes des cinèses goniales apparaissent au début de la prophase sous la forme de filaments minces, indépendants, indivis, et non pas sous la forme de paires de filaments minces, dont chacun représenterait une moitié longitudinale.

b) Le « grand accroissement » de l'ovocyte ne comporte aucune désa-

grégation des chromosomes. Ceux-ci y persistent très nettement, même dans les stades où ils ne prennent presque plus la coloration de l'hématoxyline.

c) Il est certain que les phénomènes essentiels de la formation des tétrades se produisent, pour une bonne partie au moins, dès avant le grand accroissement. Ce sont des chromosomes strepsitènes à branches dédoublées déjà qui entrent dans le grand accroissement. Blanckertz commence donc à un stade trop avancé l'étude de la genèse des tétrades.

d) Si un « repliement » métasyndétique intervient dans l'histoire des tétrades, ce n'est pas au stade où Griggs parait le placer, c'est-à-dire durant le grand accroissement. Il semble, au contraire, que les quatre éléments essentiels de la tétrade sont dessinés dans les formations strepsitènes à branches dédoublées que l'on observe dès avant le grand accroissement.

e) C'est donc, ici comme ailleurs, durant l'étape synaptique que se passent les phénomènes fondamentaux de la préparation des « chromosomes » I. L'interprétation qui parait s'accorder le plus naturellement avec les figures est celle d'une *parasyndèse*, s'accomplissant aux stades leptozygotène et zygotène, demeurant pseudoréductionnelle, suivie, au stade strepsitène, du clivage longitudinal de chacun des chromosomes appariés et donnant, par conséquent, naissance à des tétrades constituées de deux chromosomes somatiques, dont chacun est longitudinalement dédoublé. Mais cette conclusion que nous ne voulons donner que comme probable, doit être contrôlée par des recherches plus détaillées.

5. Les deux tétrades sont rattachées, durant le grand accroissement, à une formation que nous avons appelée le « corps central ». Ce dernier ainsi que les filaments qui le rattachaient aux tétrades ont disparu au moment où les tétrades sont définitivement achevées. Une portion du corps central subsiste sous la forme d'une ou de plusieurs granulations chromatiques qui constituent les « corpuscules » déjà signalés par Boveri (90) et les « parachromosomes » de Zacharias (12).

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

Cette liste ne comprend que les mémoires dont nous nous sommes réellement servi au cours de notre étude.

1912 *von Baehr, W. B.* : Contribution à l'étude de la caryocinèse somatique, de la pseudoréduction, de la réduction *(Aphis saliceti)*; La Cellule, XXVIII.

1910 *Blanckertz, R.* : Die Ausbildung der Tetrade im Ei von *Ascaris megalocephala univalens*; Arch. f. Zellf., VI.

1912 *Bordas, M.* : Contribution à l'étude de la spermatogénèse de *Sagitta bipunctata*; La Cellule, XXVIII.

1887 *Boveri, T.* : Zellenstudien, I; Jena.

1890 » : Zellenstudien, III; Jena.

1909 » : Ueber « Geschlechtschromosomen » bei Nematoden; Arch. f. Zellf., IV.

1893 *Brauer, A.* : Zur Kenntnis der Spermatogenese von *Ascaris megalocephala*; Arch. f. mikr. Anat., XLII.

1909 *Brunelli, G.* : La spermatogenesi del *Gryllus domesticus*; Mem. Acc. Lincei, VII.

1910 » La spermatogenesi della *Tryxalis*; Mem. Soc. It. Sc., XVI.

1911 » La spermatogenesi della *Tryxalis*. Divisioni maturative; Mem. Acc. Lincei, VIII.

1886 *Carnoy, J. B.* : La vésicule germinative et les globules polaires chez l'*Ascaris megalocephala*; La Cellule, II.

1910 *Dehorne, A.* : La division longitudinale des chromosomes dans les spermatogonies de *Sabellaria spinulosa*; C. R. Ac. Sc., Paris, 150.

1911 » Recherches sur la division de la cellule, II.; Arch. zool. exp. et gén., IX.

1905 *Farmer, J. B., & Moore, J.* : On the maiotic Phase in Animals and Plants; Quart. Journ. of micr. Sc., XLVIII.

1904	*Grégoire, V.* :	La réduction numérique des chromosomes et les cinèses de maturation; La Cellule, XXI.
1905	»	Les résultats acquis sur les cinèses de maturation dans les deux règnes; La Cellule, XXII.
1908	»	Les phénomènes de l'étape synaptique représentent-ils une caryocinèse avortée?; La Cellule, XXV.
1910	»	Les cinèses de maturation dans les deux règnes. L'unité essentielle du processus méiotique; La Cellule, XXVI.
1906	*Griggs* :	A reduction division in *Ascaris;* Ohio Naturalist, VI.
1907	*Maréchal, J.* :	Sur l'ovogénèse des Sélaciens et de quelques autres Chordates. Premier mémoire : Morphologie de l'élément chromosomique dans l'ovocyte I chez les sélaciens, les téléostéens, les tuniciers et l'*Amphioxus*; La Cellule, XXIV.
1910	*Richards* :	Cell-division in *Monezia*; Biol. Bull., XXII.
1897	*Sabaschnikoff, M.* :	Beiträge zur Kenntnis der Chromatinreduktion in der Ovogenese von *Ascaris megalocephala;* Bull. Soc. Imp. Nat. Moscou.
1909	*Schoonjans* :	Étude sur la phase d'accroissement des ovocytes chez *Ascaris megalocephala bivalens;* Bull. Soc. Roy. Sc. méd. et nat., Bruxelles, I.
1904	*Tretjakoff, D.* :	Die Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala:* Arch. f. mikr. Anat., LXV.
1912	*Zacharias, O.* :	Ueber chromatophile Körperchen (Parachromosomen) in den Kernen der Eimutterzellen von *Ascaris megalocephala;* Zool. Anz., XL.

EXPLICATION DES FIGURES.

Notre exposé n'étant pas autre chose qu'un commentaire de nos figures, nous nous bornerons ici à quelques mentions générales, en indiquant les pages du mémoire où les figures se trouvent expliquées.

Nous nous sommes servi, pour exécuter tous nos dessins, de l'obj. apoch. 1,30, 2 mm. de ZEISS *et de l'oculaire comp. 12, la table à dessiner étant à la hauteur de la platine du microscope. Notre instrument était muni d'un condensateur holosc.* WATSON *et nous avons toujours observé en lumière artificielle.*

FIG. **1** à **5**. Cinèses goniales, p. 310.

FIG. **6** à **10**. Type A. Noyaux goniaux à bandes alvéolisées, p. 313, 336.

FIG. **11** à **21**. Type A'. Filaments sinueux en zigzag, d'une prophase goniale, p. 314, 336, 343, 351.

FIG. **22** à **31**. Type B. Repos cytaire, p. 315, 336, 348.

FIG. **32** à **36**. Type B'. « Leptoténisation », p. 315, 336, 348. Figure caractéristique du stade : FIG. **32**.

FIG. **37** à **44**. Type C. « Leptoténisation » plus avancée, p. 316, 336, 348. Figures caractéristiques du stade : FIG. **41** et **43**.

FIG. **45** à **49** Type D. Noyaux leptotènes ou lepto-zygotènes, p. 317, 337, 348, 354. Figures caractéristiques du stade : FIG. **45** et **48**.

FIG. **50** à **56**. Type D'. Noyaux zygotènes, p. 318, 337, 346, 354. Figure caractéristique du stade : FIG. **55** et **56**.

FIG. **57** à **59**. Type E. Noyaux zygotènes contractés, p. 318, 338, 346.

FIG. **60** à **62**. Type E'. Anses doubles distendues (correspondant aux anses pachytènes), p. 319, 338, 346.

FIG. **63** à **70**. Type F. Noyaux strepsitènes d'accroissement, p. 319, 338, 346. Figure caractéristique du stade : FIG. **63**.

FIG. **71** à **79**. Type G. Anses strepsitènes colorées, p. 321, 338, 347. Figures caractéristiques : FIG. **72** et **73**.

FIG. **80** à **89**. Type H. « Seconde contraction ». p. 321. 338, 344, 353. Figures caractéristiques : FIG. **87** et **89**. (Comparer figures de la seconde série, FIG. **232** à **239**).

FIG. **90** à **97**. Type I. Anses strepsitènes distendues avant le début du grand accroissement, p. 323, 339, 348, 351, 354. (Comparer figures de la seconde série, FIG. **240** à **245**).

FIG. **98** à **146**. Grand accroissement de l'ovocyte, avant l'édification définitive des tétrades, p. 323.

FIG. **98** à **138**. Type K. Formations chromosomiques encore chromatiques, p. 324, 339-341, 348. Figures caractéristiques : 1) les FIG. **104**, **105**, **106**, **123**, **125**, **127**, montrant des « tétrades » à deux branches divisées (comparer FIG. **240** à **245**); 2) les FIG. **117**, **118**, montrant les formes diacinétiques des objets classiques (comparer FIG. **248** à **254**).

FIG. **139** à **146**. Second type K. Formations chromosomiques décolorées, p. 326, 340, 348, 351

FIG. **147** à **225**. Type L. Édification définitive des tétrades, p. 328 à 334, 341. Dans ces figures, *c.c.* désigne le corps central, et *t.* les tétrades. Ex. : FIG. **163** (p. 330), FIG. **164**, **166**, **173** (p. 332), FIG. **296** (p. 330). — Les FIG. **214** à **223** montrent les granules chromatiques qui proviennent du corps central, p. 333, 355.

FIG. **226** à **254**. Figures empruntées à un second ovaire, incomplètement débité en coupes.

FIG. **226**, **227**. Type E. Synapsis zygotène.

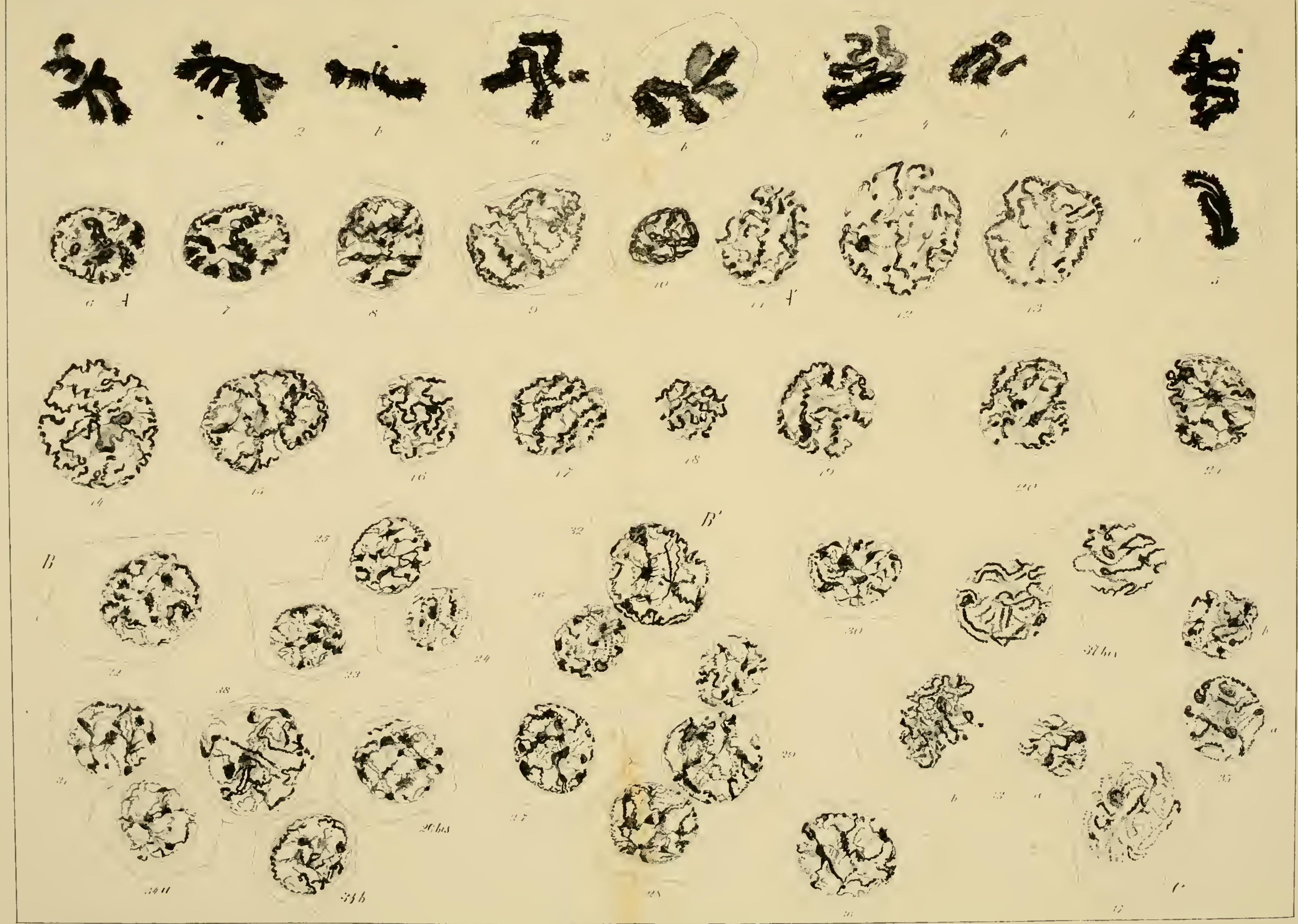
FIG. **228**. Type F. Strepsitène d'accroissement, p. 320.

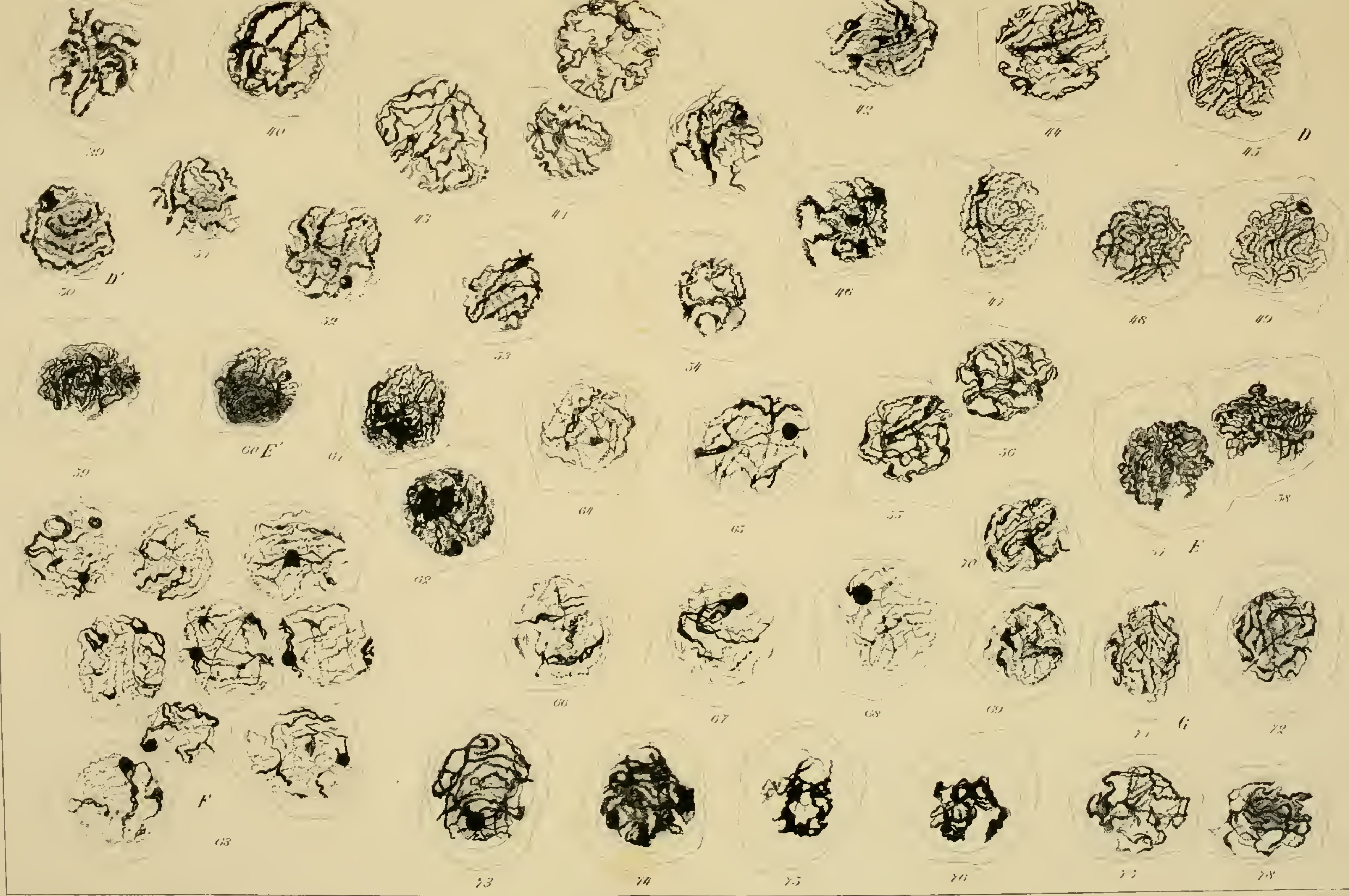
FIG. **229** à **231**. Type G. Strepsitène recoloré, p. 321.

FIG. **232** à **239**. Type H. Seconde contraction, p. 322, 348, 353.

FIG. **240** à **245**. Type I. Anses strepsitènes à branches dédoublées, p. 323, 351-354.

FIG. **246** à **254**. Type K, p. 324.





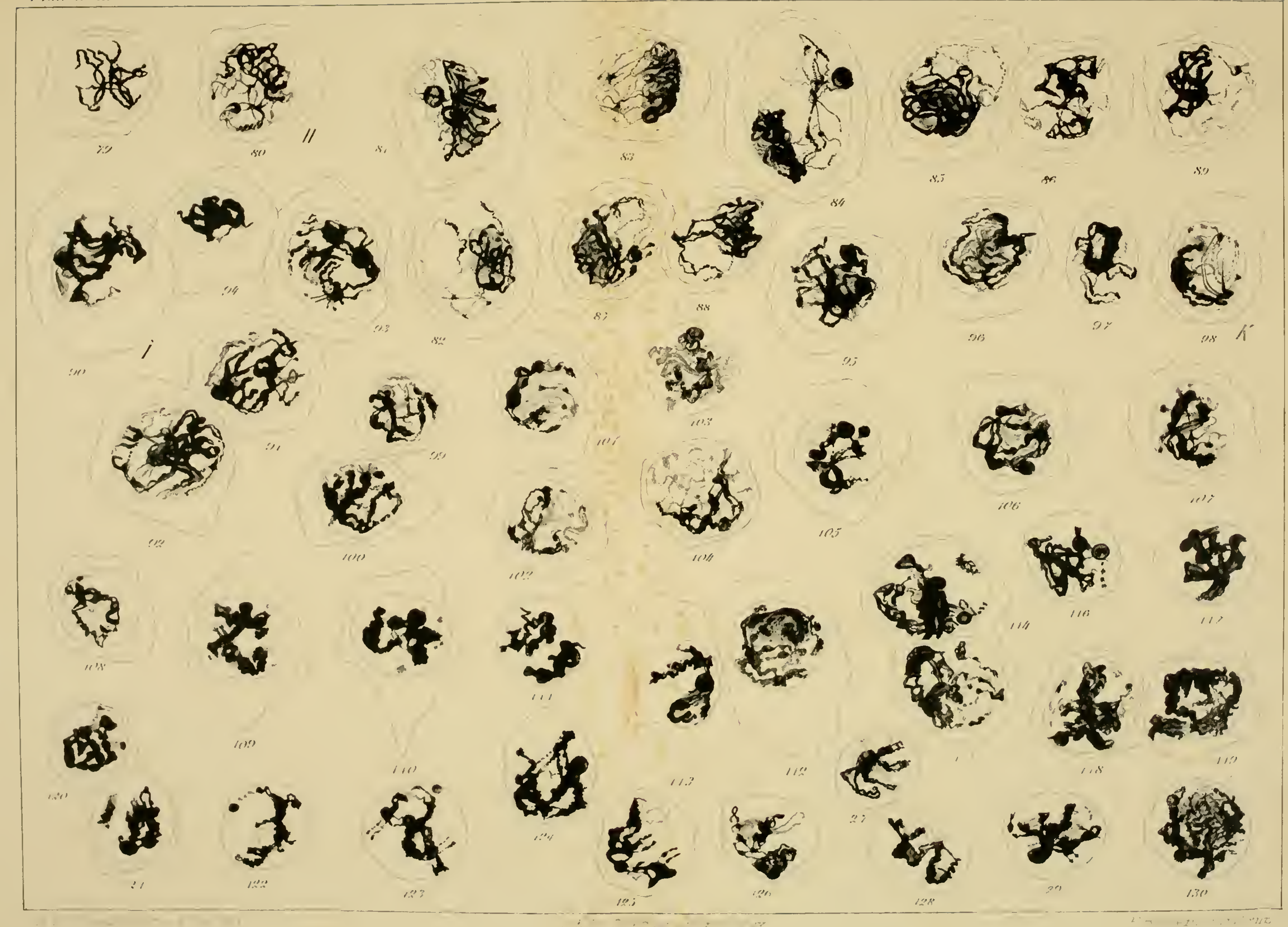


Planche IV

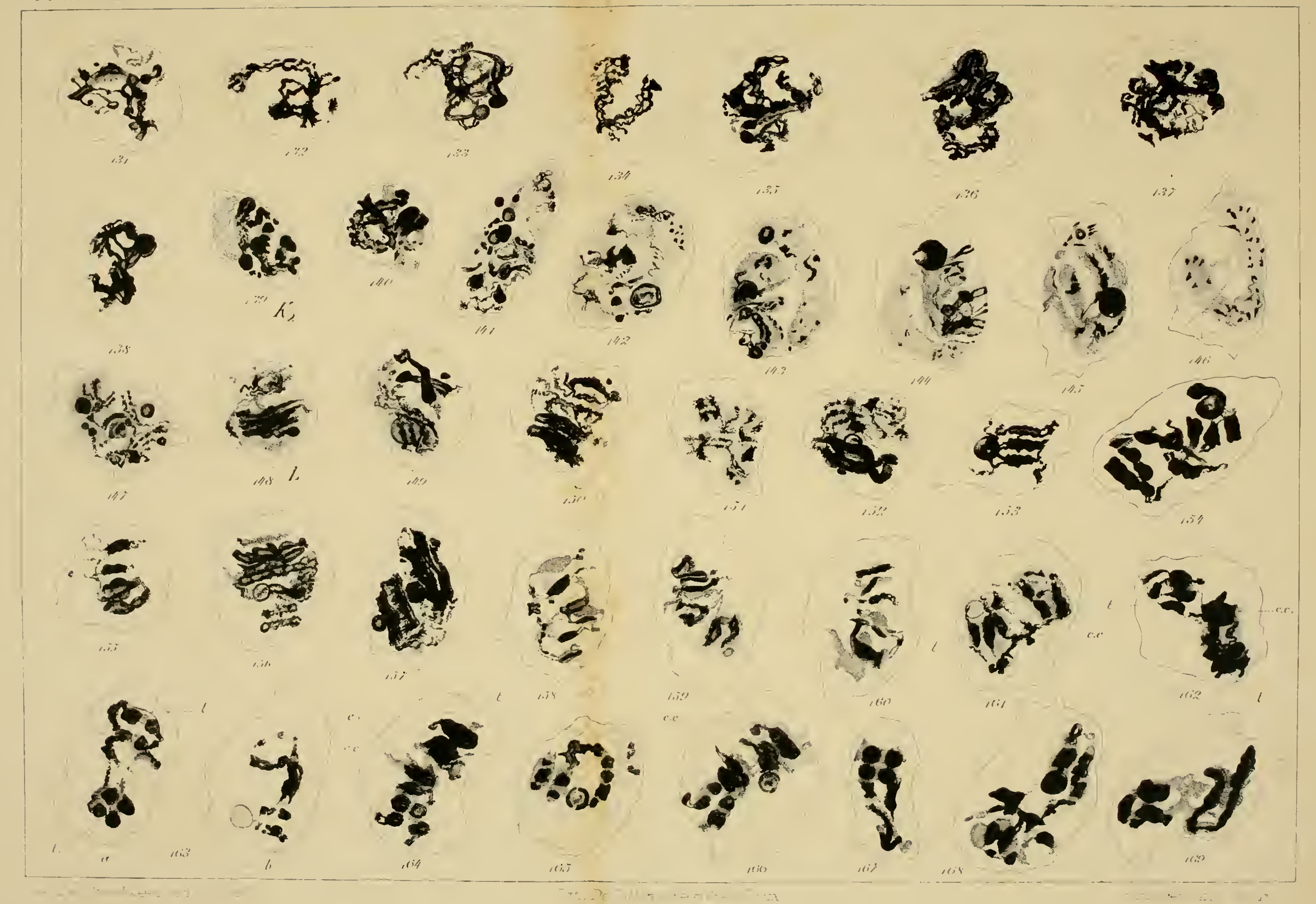
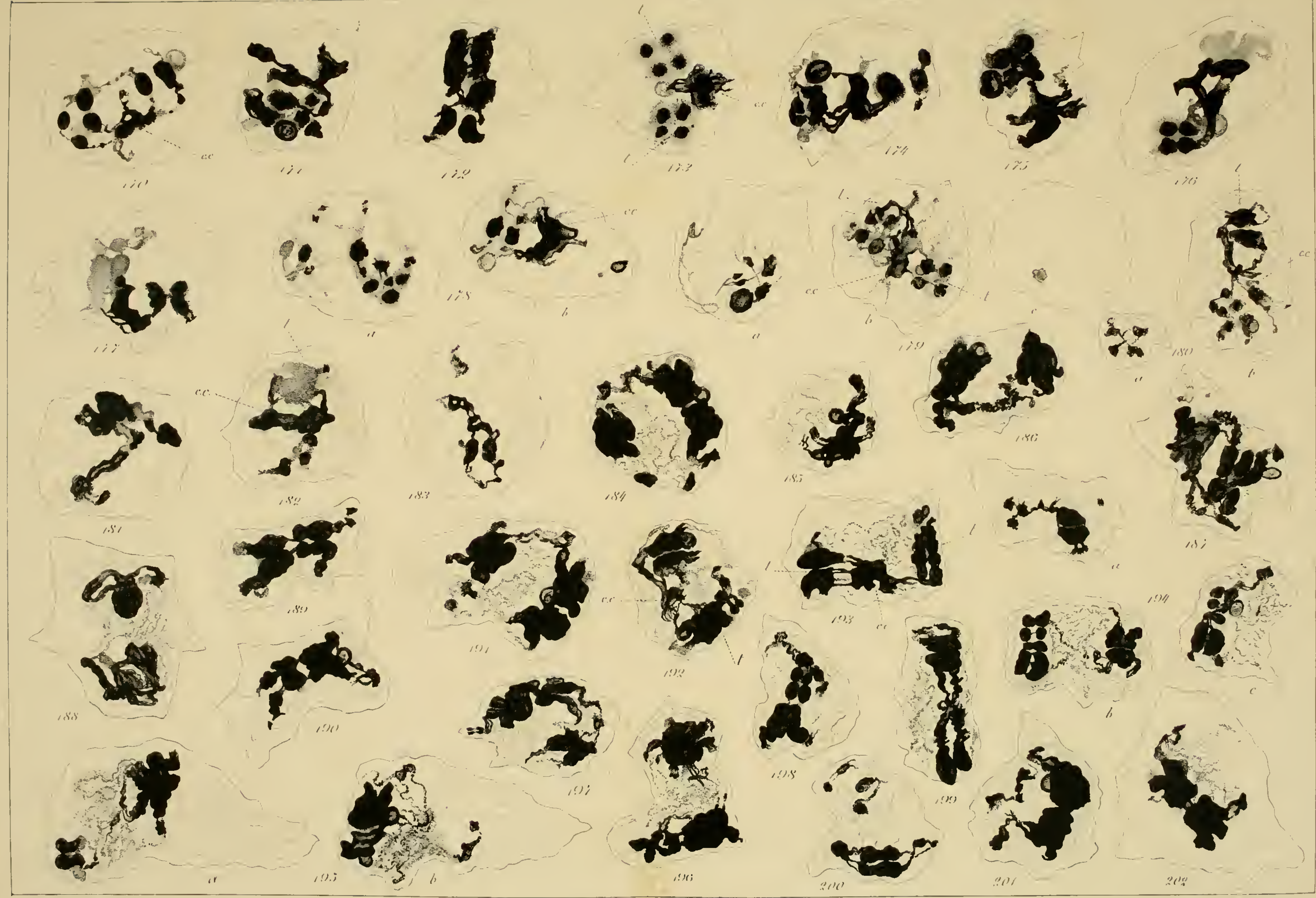
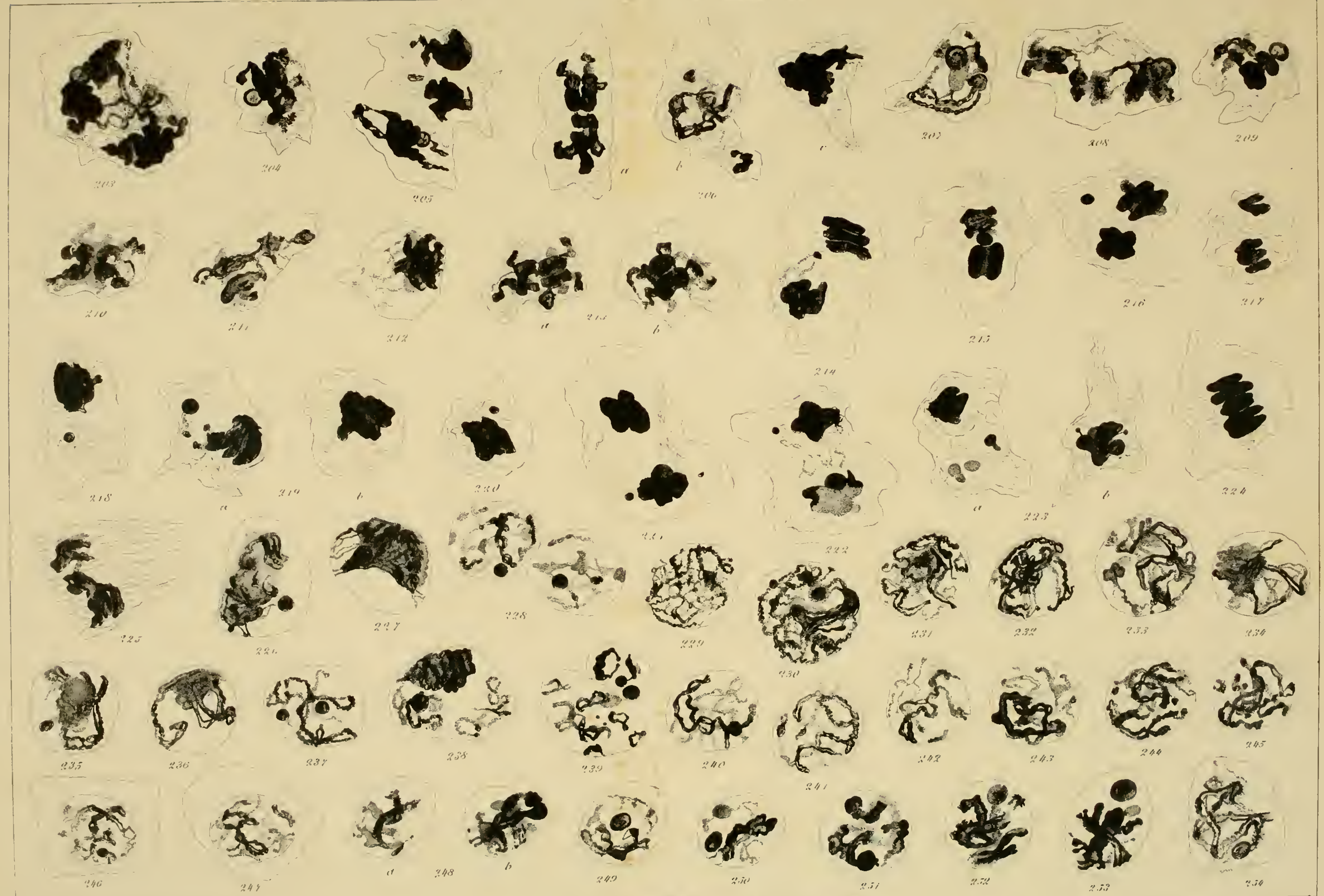


Planche V.



170
171
172
173
174
175
176
177
178
179
180
181
182
183
184
185
186
187
188
189
190
191
192
193
194
195
196
197
198
199
200
201
202

Planche VI


203
204
205
206
207
208
209
210
211
212
213
214
215
216
217
218
219
220
221
222
223
224
225
226
227
228
229
230
231
232
233
234
235
236
237
238
239
240
241
242
243
244
245
246
247
248
249
250
251
252
253
254

RECHERCHES

SUR LES

DIFFÉRENCIATIONS CYTOPLASMIQUES

(ERGASTOPLASME ET CHONDRIOSOMES)

dans les végétaux

I. Le Sac embryonnaire des Liliacées

PAR

Emile ORMAN,

DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES,

PROFESSEUR AU SÉMINAIRE DE BONNE-ESPÉRANCE.

INSTITUT CARNOY, LOUVAIN. — LABORATOIRE DU PROF. GRÉGOIRE.

(Mémoire déposé le 10 décembre 1912.)

Recherches sur les Différenciations cytoplasmiques

DANS LES VÉGÉTAUX

INTRODUCTION.

Le présent mémoire [1] a pour but d'exposer les premiers résultats des recherches que nous avons entreprises sur certaines formations cytoplasmiques que l'on observe dans les cellules végétales. Le principal objet de notre étude concerne les structures qu'on a appelées *ergastoplasmiques*, mais nous avons été nécessairement amené à envisager les formations *mitochondriales*. En présence de la confusion qui tend à se répandre au sujet des différenciations cytoplasmiques, telles que *kinoplasme*, *trophoplasme*, *ergastoplasme*, *mitochondries*, *chromidies*, etc., il nous semble indispensable, au début de notre travail, de bien préciser et délimiter les problèmes que nous aurons à envisager. C'est pourquoi nous croyons nécessaire de jeter un coup d'œil d'ensemble sur les travaux antérieurs qui se rapportent à ces mêmes questions.

Beaucoup de nos observations, d'ailleurs, ont été faites sur des objets déjà étudiés par d'autres auteurs; nous devrons donc prêter une attention toute spéciale aux travaux de ces derniers.

Nous pourrons, à la lumière de cet aperçu historique, définir avec plus de précision les questions que soulève l'étude des différenciations cytoplasmiques.

A. APERÇU HISTORIQUE.

La plupart des recherches dont nous allons essayer de grouper les résultats, n'ont pas été faites dans le but d'étudier soit l'ergastoplasme, soit

[1] Ce mémoire a été terminé à la fin de mai 1912. Des circonstances spéciales nous ont empêché de le déposer avant le mois de décembre.

les mitochondries; les auteurs ont simplement constaté et décrit des structures spéciales qu'ils n'ont pas songé à ramener à un seul type de différenciation cytoplasmique.

La façon la plus naturelle d'exposer ces travaux nous semble donc être de les grouper d'après les tissus étudiés : nous résumerons d'abord les travaux qui se rapportent à la cellule-mère du sac embryonnaire et au sac embryonnaire lui-même; ensuite ceux qui étudient les cellules de tapis, les cellules-mères du pollen et le grain de pollen lui-même; puis les observations sur les cellules antipodes et les synergides, ainsi que les quelques notes qui s'occupent des tissus glandulaires végétaux. Enfin nous dirons un mot des travaux tout récents sur les mitochondries dans les tissus embryonnaires des végétaux.

I. Cellule-mère du sac embryonnaire et sac embryonnaire.

Des structures fibrillaires spéciales ont été depuis longtemps signalées chez les Liliacées par différents auteurs : Dixon (95) en décrit dans la cellule-mère du sac embryonnaire de *Lilium longiflorum* (1); Coulter et Schaffner (97) dans celle de *Lilium philadelphicum*. Mottier, en 1897, les rencontre dans la cellule-mère de *Lilium candidum*, *Lilium martagon*, *Lilium umbellatum*, *Podophyllum*, etc., et les décrit avec beaucoup de précision, comme nous le verrons; malheureusement, l'auteur américain, pas plus que ses devanciers, n'attache grande importance à cette structure; il constate simplement qu'elle disparait avant la formation du fuseau. C'est pourquoi nous croyons que l'histoire de l'ergastoplasme chez les végétaux doit commencer avec la note préliminaire publiée en 1898 par M. et P. Bouin et développée l'année suivante par les mêmes auteurs dans un mémoire *in extenso*. Ce sont eux qui, les premiers, établirent un rapprochement entre les formations cytoplasmiques décrites par Mottier et des formations analogues étudiées et mises en valeur par Garnier (97) dans les cellules glandulaires animales, et qui attribuèrent à ces formations un rôle important dans la physiologie de la cellule. Comme le mémoire de M. et P. Bouin (99) est à la base de toutes les recherches ultérieures

(1) M. et P. Bouin (99) pensent qu'il s'agit ici d'aspects préparatoires au fuseau et postérieurs à l'ergastoplasme; nous croyons avec Bonnet (11) que c'est bien de l'ergastoplasme que Dixon a décrit, puisqu'il voit cette structure fibrillaire *avant* le synapsis et que les filaments du futur fuseau n'apparaissent que beaucoup plus tard.

sur l'ergastoplasme dans les plantes et qu'il reste le travail le plus considérable paru sur ce sujet, nous devons en donner une analyse assez complète.

Les auteurs ont étudié trois genres : *Lilium candidum*, *Fritillaria imperialis*, *Tulipa sylvestris et gesneriana*. La marche générale du processus qui se réalise dans la cellule-mère du sac embryonnaire - pendant la période prémitotique de son évolution - est la même dans les trois genres; nous la résumerons d'après le tableau qu'en donnent les auteurs, p. 442, et en soulignant les expressions qui marquent les traits essentiels de leur description et de leur interprétation.

1° Les *fibrilles du réseau cytoplasmique*, surtout celles qui entourent immédiatement le noyau, *s'épaississent* d'une façon irrégulière et demeurent aptes à se colorer par les teintures acides; en même temps, la substance safraninophile du noyau se réunit en gouttelettes sur la charpente achromatique.

2° Les fibrilles *s'individualisent* et se répandent sans aucun ordre dans le cytoplasme, où elles continuent à s'épaissir notablement et commencent à se colorer par les colorants basiques (thionine, hématoxyline ferrique). Le noyau devient de moins en moins safraninophile.

3° Les filaments, devenus maintenant *des bâtonnets trapus et très colorés*, se groupent autour du noyau, souvent en une disposition rayonnante. Le noyau (après coloration par la méthode Benda : safranine-vert lumière) prend uniquement le vert lumière.

4° Les bâtonnets *émigrent* aux deux pôles du noyau.

5° Ils perdent leur disposition radiaire et se groupent en *amas irréguliers*, plus ou moins nombreux selon les genres.

6° Ces amas de bâtonnets subissent ensuite des modifications profondes qui consistent en une sorte de *gélification* de leur substance; il en résulte la formation de corps et de corpuscules *paranucléaires*. Ils peuvent aussi disparaître directement sans formation préalable de corps ou corpuscules paranucléaires (¹). Ces corps ou corpuscules paranucléaires se colorent d'abord fortement par l'hématoxyline ferrique; bientôt cette affinité pour les matières colorantes basiques disparaît et l'on ne constate plus qu'une colorabilité en brun faible sous l'action de l'acide osmique. En même temps la substance chromatique safraninophile réapparait dans le noyau pour former le cordon chromatique. Lorsque le noyau entre en prophase,

(¹) C'est probablement ce qui se produit dans certains cas chez *Tulipa*, où, à l'emplacement des filaments, on rencontre un amas de granulations safraninophiles

toute trace des différenciations morphologiques que nous venons de rappeler a disparu du cytoplasme.

Après l'exposé des faits observés, M. et P. Bouin, dans des considérations générales, comparent les formations qu'ils viennent de décrire avec les différenciations filamenteuses bien connues dans les cellules glandulaires et auxquelles Garnier venait de donner le nom d'*ergastoplasme*. Ils constatent d'abord l'identité des phénomènes au point de vue morphologique : différenciation, épaississement, individualisation des fibrilles du réticulum cytoplasmique jusqu'à leur faire prendre la forme de bâtonnets isolés; orientation de ces formations au voisinage du noyau; réactions vis-à-vis des réactifs colorants. Ensuite ils trouvent une similitude parfaite entre le sac embryonnaire et les cellules glandulaires au point de vue des phases successives de la sécrétion. Or, disent-ils, « dans la cellule glandulaire, si hautement différenciée au point de vue fonctionnel, on peut être certain que l'ergastoplasme participe d'une manière active à l'élaboration du produit de sécrétion, puisque cet ergastoplasme s'y rencontre constamment et devient une caractéristique glandulaire, aussi bien que le produit de sécrétion. Par homologie, nous avons été amenés à considérer les filaments de la cellule-mère comme *un protoplasme supérieur*, suivant l'expression de M. Prenant, en rapport avec l'élaboration du matériel deutoplasmique. » Notons d'ailleurs la réserve qu'ils ajoutent immédiatement : « Mais jamais nous n'avons pu assister à la genèse de ce deutoplasme et nous ne pouvons décider s'il est un produit de la transformation substantielle des filaments ou s'il est le résultat d'une élaboration chimique dont ces filaments mêmes seraient les facteurs. »

L'étude d'autres matériels, faite par eux-mêmes (ovocyte d'*Asterina gibbosa)* et par d'autres auteurs (B. Longo : cellules-mères du pollen des Calycanthacées; Guignard : cellules-mères du pollen de *Naïas major)* permet aux frères Bouin de généraliser leurs observations et l'interprétation qu'ils en déduisent.

Pour bien saisir toute l'importance de cette interprétation, il importe de connaitre la théorie que Garnier lui-même (99), dans une étude sur la structure et le fonctionnement des cellules glandulaires séreuses, émettait concernant *le rôle de l'ergastoplasme* dans la sécrétion. Nous la résumons brièvement :

1° Sous l'excitation et l'apport de matériaux nutritifs, le cytoplasme d'une cellule qui se met à sécréter pour la première fois, subit, dans sa

partie basale, une certaine différenciation caractérisée par *des aspects filamenteux, simples ou ramifiés*. Ces aspects résultent de la condensation des travées basales du protoplasme de la cellule et de l'absorption plus considérable, à ce niveau, de substances assimilées. La réaction de ces formations filamenteuses vis-à-vis des matières colorantes n'est à ce moment que très légèrement basophile.

2° Bientôt les filaments basaux *se rapprochent du noyau* qui leur cède de sa substance chromatique, soit par diffusion de cette substance, soit par un drainage direct opéré par les filaments ergastoplasmiques accolés au noyau.

3° Chargés de substance chromatique d'origine nucléaire, les filaments quittent le noyau pour se consacrer uniquement à *l'élaboration des « grains »*, de concert avec le cytoplasme.

4° Ils répartissent ensuite le long des mailles du cytoplasme, — cela grâce à leur continuité avec le réticulum plasmatique, — les substances élaborées.

Des granulations basophiles commencent à apparaître sur les nœuds, tandis que les filaments ergastoplasmiques deviennent de moins en moins nets, de moins en moins chromatiques. Enfin les « grains » apparaissent dans les mailles ; ils se forment surtout aux dépens des granulations nodales qui, par suite d'une augmentation de leur taille, finissent par devenir inter-réticulaires.

Nous pouvons résumer cette théorie en deux mots, en disant que les filaments ergastoplasmiques, différenciés sous l'influence de l'absorption, servent : 1° d'appareils de transport et de distribution de la substance nucléaire dans le cytoplasme, et 2°, de concert avec le cytoplasme, d'appareils d'élaboration.

Le rapprochement que M. et P. Bouin avaient établi entre les fibrilles du sac embryonnaire et la structure glandulaire, ainsi que le rôle actif que les auteurs français leur attribuaient ne furent guère appréciés des cytologistes botanistes [1]. Schniewind-Thies (01), retrouvant des formations cytoplasmiques analogues dans *Tulipa gesneriana*, continue à les appeler « kinoplasmatiques ». Strasburger (08) les considère, dans *Lilium Martagon*, comme résultant d'une diffusion sur les membranules du tropho-

[1] Dans l'exposé qui va suivre, nous prenons le mot ergastoplasme dans un sens purement descriptif pour indiquer les formations analogues à celles que M. et P. Bouin ont décrites sous ce nom.

plasme, de la substance nucléolaire. Cette hypothèse lui est suggérée par la relation qui existe entre l'ergastoplasme et les nucléoles extranucléaires : lorsque ceux-ci sont abondants, l'ergastoplasme n'existe pas et vice-versa.

Dans l'entretemps, de nombreux botanistes, étudiant le développement du *gamétophyte* chez les *Gymnospermes*, rencontraient dans la cellule-mère de la mégaspore et surtout dans l'archégone, des formations diverses qu'il serait, certes, difficile de toujours identifier avec les structures ergastoplasmiques des Liliacées, mais qui cependant offrent avec elles tant de points de ressemblance, que nous croyons utile de les en rapprocher provisoirement, comme l'a d'ailleurs déjà fait Bonnet (11), en attendant qu'elles aient été étudiées au point de vue actuel avec le secours des nouvelles méthodes.

Et d'abord, dans *la cellule-mère du sac embryonnaire*, Juel (00) a remarqué, chez le *Larix*, une structure filamenteuse dont il a pu suivre l'évolution. Dans la cellule-mère déjà assez âgée, on distingue, le plus souvent à l'extrémité supérieure de la cellule, au-dessus du noyau, une portion assez bien limitée de plasma, à structure filamenteuse. Les filaments, très colorables par la safranine, sont réunis en réseau et orientés soit transversalement, soit longitudinalement par rapport au grand axe de la cellule. Cette structure persiste pendant la diacinèse ; mais lorsque le « Kernspindel » s'est formé dans la cellule-mère, elle a disparu : elle s'est transformée, suppose Juel, en une masse abondante de granules safraninophiles qui apparait alors et qui, peu à peu, semble passer à la structure réticulaire. L'auteur se demande si le rôle de ces formations n'est pas à comparer avec celui des centrosomes, puisqu'elles se trouvent logées aux deux pôles du fuseau.

Coker (03) constate les mêmes formations énigmatiques dans *Taxodium* et ne leur reconnait aucune relation avec le fuseau. D'autres aspects plus ou moins semblables ont été observés et dessinés par de nombreux auteurs, mais l'analogie entre toutes ces diverses formations est très douteuse.

Ainsi Noren (07) décrit dans le plasma de la cellule-mère du sac embryonnaire de *Juniperus communis*, un corps arrondi et granuleux, bien délimité, toujours situé à la base de la cellule et sous le noyau, persistant parfois jusqu'après la formation de la tétrade ; mais l'auteur lui-même déclare que cette « condensation protoplasmique », qu'il considérerait volontiers, avec Strasburger, comme un simple épaississement du trophoplasme,

est toute différente des fuseaux de Juel dont il a pu examiner les préparations. Il rapproche plutôt la structure qu'il vient de décrire, de celles qui avaient été déjà rencontrées par Coker (03-04) dans le *Taxodium* et le *Thuya occidentalis*, par Strasburger (04) et Coker (04) chez le *Taxus*, par Robertson (04) dans le *Torreya taxifolia*.

Dans l'*archégone* des Gymnospermes, nous allons retrouver deux sortes de formations, des *fibres* et des *corps plus ou moins arrondis*, qui se superposent peut-être aux filaments et aux corpuscules paranucléaires de Bouin.

a) Déjà un peu avant la division de la cellule centrale, Murril (00) observe, dans l'archégone de *Tsuga canadensis*, une accumulation de cytoplasme, localisée en dessous du noyau et formée d'une masse dense de fibrilles entre lesquelles sont disséminés des granules d'égales dimensions; ces fibrilles sont en continuité avec le reste du cytoplasme. Est-ce de l'ergastoplasme? C'est fort probable, mais l'auteur prétend que ces filaments vont servir à la formation du fuseau. Après la formation de la cellule ventrale de canal, lorsque le noyau est retourné au centre de l'œuf, Blackman (98) dessine, dans *Pinus sylvestris*, des fibres radiaires parfois très épaisses partant du noyau vers le sommet de l'oosphère; elles peuvent même entourer tout le noyau. Ici l'analogie avec l'ergastoplasme reste douteuse. Chamberlain (99) a constaté, après la seconde division de l'œuf, dans *Pinus laricio*, une structure tangentielle similaire autour des quatre noyaux qui commencent à se mouvoir vers la base de l'oosphère. L'auteur pense que ces aspects sont produits par la « rotation de descente » des noyaux. Ne faudrait-il pas expliquer de semblable façon les aspects dessinés par Blackman? Chamberlain décrit, d'autre part, dans l'archégone de *Pinus laricio*, une structure fibrillaire qu'il rattache à la formation du fuseau.

Coker (03) observe deux aires de plasma denses, fibrillaires, très colorables, dans l'archégone très jeune de *Taxodium distichum;* il a suivi attentivement leur évolution et a constaté que du moins les radiations fibrillaires de la base de l'archégone ne prennent aucune part à la constitution du fuseau. La fonction de ces radiations lui semble obscure; il suggère simplement l'idée qu'elles pourraient servir « for the regulation of the entrance of the plastic material at this end ».

Noren (07) décrit, chez le *Juniperus communis*, des structures fibrillaires orientées autour de certains centres qu'il appelle « Strahlungszentren ». Ces structures, au nombre d'une ou plusieurs par archégone, se rencontrent surtout dans la partie supérieure de celle-ci.

b) Presque tous ces auteurs décrivent en outre des *formations arrondies* auxquelles ils attachent des significations diverses. Déjà en 1882 (d'après IKENO (98)), WARMING avait signalé, à la périphérie de la cellule centrale de l'archégone des Cycadées, certains corps allongés (spindelförmige), de même composition chimique que le cytoplasme et qu'il considère comme une sorte de grains d'aleurone. IKENO (98) retrouve ces mêmes formations dans *Cycas revoluta*, mais leur attribue une origine nucléaire, ce qui fut d'ailleurs contredit par des observateurs plus récents. Dans un stade plus avancé, il rencontre des « boules » vacuolisées qu'il considère comme des substances nourricières coagulées par les réactifs et qu'il ne voit plus après la fécondation.

ROBERTSON (04) signale dans le *Torreya* la présence de masses très colorables à la base de l'archégone mûre.

BLACKMAN (98) décrit, dans l'archégone de *Pinus sylvestris*, des « proteid-vacuoles », formations très communes chez les Abiétinées. Leur nombre est fort variable; ce sont des corps plus ou moins sphériques, renfermant des granules très colorables et des masses irrégulières se colorant moins intensément. De semblables granules et masses se rencontrent d'ailleurs, dans tout le cytoplasme, en dehors des proteid-vacuoles, si bien que celles-ci semblent être une agglomeration plutôt accidentelle de ces inclusions. CHAMBERLAIN (99), dans *Pinus laricio*, COKER (03), dans *Taxodium distichum*, et beaucoup d'autres auteurs signalent les mêmes aspects. Notons seulement que les descriptions mentionnent une grande diversité dans le nombre et les dimensions de ces vacuoles.

En somme, donc, on a très peu de données précises et certaines sur les différenciations cytoplasmiques de la cellule-mère du sac embryonnaire et sur celles du sac embryonnaire lui-même. Un seul travail important (M. et P. BOUIN) y étudie l'ergastoplasme; aucun auteur, à notre connaissance du moins, n'y a recherché les formations mitochondriales. Seulement en 1905, P. BOUIN, comparant les divers éléments mitochondriaux décrits dans les ovocytes et spermatocytes des animaux avec les structures cytoplasmiques qu'il avait spécialement étudiées dans le sac embryonnaire des Liliacées, concluait à l'identité de ces deux genres de formations. Dans une note ultérieure il étendait la même conclusion aux cellules glandulaires séreuses [1].

---

[1] Depuis que ces pages ont été rédigées, GUILLIERMOND a publié une note préliminaire où il décrit, dans le sac embryonnaire, à un stade assez avancé de son évolution (stade de

II. *Cellules nourricières du pollen (Tapetenzellen).*

Pendant que s'élaborait la conception de l'ergastoplasme, ayant à sa base l'hypothèse de la charpente *réticulaire* du protoplasme, une autre théorie, fondée plutôt sur une structure *granulaire* du cytoplasme, faisait de rapides progrès. BENDA, après toute une série de travaux (97, 98, 99, 01-02), aboutit à cette conclusion que, dans tout protoplasme animal, on rencontre des formations granulaires permanentes, héréditaires, appartenant à l'organisation fondamentale du protoplasme, et que l'on reconnaît à l'aide de certaines méthodes spécifiques; l'auteur appela ces granules du nom de *mitochondries*. En 1904, MEVES, que des travaux antérieurs avaient conduit aux mêmes conclusions que celles de BENDA, se demande si les plantes ne possèdent pas, elles aussi, les corps mitochondriaux. Il étudie les cellules de tapis de *Nymphæa alba* et *là où le réactif* (FLEMMING *fort) a le plus agi*, il trouve dans le cytoplasme de ces cellules, à côté de vacuoles de toutes dimensions, de longs bâtonnets contournés, très épais et très noirs, formés de corpuscules alignés, et qui sont souvent rassemblés en un ou deux pelotons. MEVES considère les corpuscules comme des mitochondries [1].

BEER (05), étudiant le développement du grain de pollen et de l'anthère chez les Onagrariées *(Oenothera longiflora)*, observe, dans les cellules de tapis, des formations très colorables, qu'il rapproche des filaments décrits par MEVES. Mais, contrairement à ce dernier, il leur attribue une origine nucléaire et les appelle *chromidies*. L'auteur admet ainsi l'hypothèse chromidiale d'HERTWIG et de GOLDSCHMIDT, très en vogue à cette époque, d'après laquelle on trouverait, dans le protoplasme de beaucoup de cellules, des formations chromatiques figurées, issues du noyau et représentant une sorte de chromatine nourricière *(trophochromatine)*.

4-8 noyaux), la présence de mitochondries. L'auteur ne se prononce pas sur les relations éventuelles de celles-ci avec l'ergastoplasme de BOUIN.

Note ajoutée pendant l'impression : à la fin de décembre 1912, parut l'important mémoire de GUILLIERMOND qu'annonçaient les diverses notes préliminaires de l'auteur. Les constatations de GUILLIERMOND sur le sac embryonnaire demeurent celles que nous venons de dire. L'auteur considère les mitochondries comme appelées à fournir, les unes, des inclusions deutoplasmiques, les autres, les plastes de l'embryon.

[1] Rappelons que parmi les formations mitochondriales, on distingue : les *mitochondries*, granules isolés; les *chondriomites*, granules alignés; les *chondriocontes*, filaments continus; que, d'autre part, ces formations se groupent sous le nom de *chondriosomes*, ou de *plastocontes*, ou de *plastosomes*

Tischler (06) trouve une confirmation de cette même théorie dans l'étude du développement des cellules de tapis du genre *Ribes*. Durant la division hétérotypique ont lieu les premières amitoses dans les cellules de tapis; en même temps apparaissent dans le protoplasme, des filaments granuleux droits ou contournés, petits ou grands, très colorables par l'hématoxyline ferrique, au point qu'ils restent colorés lorsque tout, sauf le nucléole, est décoloré. L'auteur prétend démontrer, par certaines figures, que ces filaments sortent du noyau; de plus, peu avant cette sortie, on voit la chromatine se distribuer, à la périphérie du noyau, en des masses qui rappellent les chromosomes.

En 1907, deux autres auteurs retrouvent, toujours dans les cellules de tapis, les formations mitochondriales de Meves : von Derschau, chez le *Lilium Martagon* et l'*Iris germanica*, les considère comme des chromidies; Gates, chez l'*Oenothera*, n'essaie aucune interprétation.

Nicolosi-Roncati (10), appliquant le premier aux éléments de l'anthère la coloration spécifique des mitochondries d'après Benda, décrit, dans les cellules de tapis d'*Helleborus fœtidus*, d'abord des granulations isolées, plus tard des chondriomites très nombreux, en forme d'anses. Lewitsky (11) observe également des chondriomites, sans aucune relation avec le noyau, dans le tapis de l'*Asparagus officinalis*.

D'autre part, Bonnet (11), après avoir signalé dans certaines cellules de tapis *(Datura stramonium, Hemerocallis fulva)* des formations mitochondriales ou chromidiales, étudie plus longuement chez une autre plante *(Cobæa scandens)* des formations ergastoplasmiques très bien caractérisées. (Il les a aussi rencontrées, mais d'une façon beaucoup moins accentuée, chez *Hyoscyamus albus*.)

Ces formations apparaissent quand les grains de pollen sécrètent leur membrane, et elles se montrent au début sous deux aspects : soit sous la forme d'épaississements du réticulum protoplasmique, au sens de M. et P. Bouin, soit sous la forme de fibrilles circulaires, disposées concentriquement autour d'une tache centrale grise.

Ces deux formations initiales différentes aboutissent à un résultat presque identique, c'est-à-dire à la constitution de filaments, apparaissant homogènes même aux plus forts grossissements, se colorant par l'hématoxyline ferrique plus intensément que le noyau. Ces filaments sont reliés entre eux par des anastomoses plus grêles, atténués à leurs extrémités, et ils forment, dans la cellule, des écheveaux parallèles.

Les « filaments » dont il s'agit ne sont d'ailleurs pour Bonnet que l'expression optique de *lamelles*, ainsi que l'avait déjà suggéré Gurwitsch (04) et comme l'ont prouvé Regaud et Mawas pour d'autres objets. Toujours plus développées au sommet des cellules de tapis, vers la lumière du sac pollinique, ces formations sont le plus souvent orientées dans le sens radiaire. Quand leur trajet est tangentiel, un même écheveau de filaments se continue, sans s'interrompre, sur le territoire de plusieurs cellules. Elles finissent par envahir la majeure partie du cytoplasme et dégénèrent avec le reste du plasme, *sans se gélifier*, sans former les corpuscules paranucléaires : les lambeaux entiers de plasma que l'on retrouve jusqu'entre les grains de pollen, sont tout striés de raies filamenteuses, restes évidents de la structure ergastoplasmique.

Dans une note parue peu de temps après, Bonnet, en collaboration avec P. Vigier, insiste sur le second mode de formation de l'ergastoplasme, c'est-à-dire sur la production de fibrilles circulaires autour d'une tache centrale. Il les considère comme l'homologue des parasomes rencontrés dans les glandes salivaires d'*Helix pomatia* par P. Vigier et M. Paccaut (05-06). En conséquence, la nature *glandulaire* des cellules de tapis lui paraît très vraisemblable.

Quant à l'origine et au rôle des formations ergastoplasmiques, l'auteur tend à admettre que la substance ergastoplasmique vient du noyau, qu'elle peut se disposer dans le cytoplasme soit sous forme d'ergastoplasme, soit sous forme de chondriomites ou de chondriocontes. Ce dernier cas serait le plus fréquent. Comme on le voit, cette conception concilie bien les descriptions contradictoires que nous venons de passer en revue; mais elle repose sur une hypothèse que l'auteur n'a pas essayé de vérifier : la dispersion, dans le cytoplasme, d'une substance nucléaire (1).

En résumé, pour les cellules de tapis on a décrit des formations cytoplasmiques se rattachant à des types fort différents : soit au type mitochondrial, soit au type chromidial, soit au type ergastoplasmique.

III. Cellules-mères du pollen et grain de pollen.

En 1899, B. Longo écrivait à M. et P. Bouin que, dans les cellules-mères définitives du pollen des Calycanthacées, avant que leur noyau soit

(1) Depuis que ces pages ont été écrites, Bonnet (12) a fait paraître un nouveau mémoire sur les cellules de tapis. Nous parlerons longuement de cet important travail dans un mémoire que nous consacrerons nous-même aux cellules de tapis.

entré en caryocinèse, il avait rencontré des formations analogues aux corps paranucléaires qu'eux-mêmes venaient de décrire dans le sac embryonnaire des Liliacées.

Le botaniste italien mentionnait des corpuscules variables de forme et de dimensions (avec prédominance toutefois de la forme sphéroïdale) et renfermant parfois des vacuoles.

Nicolosi-Roncati (10), dans l'*Helleborus fœtidus*, cherche à établir, conformément aux idées de Giglio-Tos, que la division cellulaire doit se décomposer en trois divisions plus élémentaires : la caryodiérèse, la chondriodiérèse et la cytodiérèse. Il étudie la chondriodiérèse dans les divisions de maturation de l'anthère. Les microsporocytes I renferment, dans un plasme dense, des granulations isolées ou peu sériées; durant la première division, l'auteur observe autour du noyau un manteau mitochondrial, tandis qu'à la phériphérie le protoplasme est alvéolaire. A la télophase, les mitochondries, sous forme de chondriomites, forment « la plaque équatoriale mitochondriale ». Durant la seconde cinèse, les chondriomites se dissocient en granules qui se groupent entre les deux fuseaux. Ils se disséminent enfin et se dirigent vers l'emplacement des futures plaques cellulaires.

Lewitsky (11) a étudié aussi les cinèses microsporocytaires dans l'*Asparagus officinalis*. Les mitochondries, sous forme de chondriomites assez longs, forment, durant la première cinèse, un manteau mitochondrial (contrairement à ce qui se passe dans les cinèses somatiques, où les granules se disposent surtout aux pôles de la figure). Après la division hétérotypique, les chondriomites se transforment en bâtonnets plus courts, plus épais. C'est surtout dans les jeunes grains de pollen encore groupés en tétrade qu'ils apparaissent abondants. Plus tard ils se dissocient en granules; ces granules eux-mêmes, au moment où le pollen subit sa première division gamétophytique et se charge de grains d'amidon, se transforment en petites vésicules. La même année, Bonnet signale chez *Cobæa scandens*, dans le grain de pollen, des amas de fibrilles tangentielles assez peu constants et dont il ne peut affirmer la persistance.

Nous constatons donc que, si les descriptions existantes font dominer la structure ergastoplasmique dans le sac embryonnaire et la structure chromidiale dans le tapis, c'est incontestablement la structure mitochondriale qu'elles favorisent en ce qui concerne les microsporocytes et le pollen (1).

(1) Dans son grand mémoire de 1912, Guilliermond dessine aussi des mitochondries dans les cellules de tapis et dans les grains de pollen.

IV. Synergides et Antipodes.

Synergides. — Déjà en 1856, SCHACHT décrivait, dans les synergides de *Gladiolus segetum*, une structure filamenteuse qu'il rencontre à nouveau en 1859 chez *Crocus*, *Wattsonia*, *Yucca*, *Zea Mays*, etc. De plus, il constate que ce « Fadenapparat » se colore en bleu sous l'action du chloro-iodure de zinc. STRASBURGER (77-82) confirme ces données, GUIGNARD (01) retrouve le « Fadenapparat » dans les synergides de *Zea Mays*.

En 1903, COULTER et CHAMBERLAIN peuvent dresser une liste déjà très longue des plantes chez lesquelles ces aspects ont été observés. On pourrait encore y ajouter *Helianthus annuus* (NAWASCHIN, 09), *Datisca cannabina* (HIMMELBAUR, 09).

HABERMAN (07) entreprend l'étude de l'évolution des synergides chez un grand nombre de familles végétales et aboutit à des conclusions intéressantes. Les synergides des Angiospermes possèdent toutes un « Fadenapparat » plus ou moins bien différencié; ce « Fadenapparat » occupe toujours la partie supérieure de la synergide et est l'expression optique d'une structure *alvéolaire* étirée. Il prend naissance par la transformation du plasma alvéolaire. Peu à peu les cordons du Fadenapparat s'épaississent par apposition d'une substance de nature cellulosique. Souvent, au sommet, on constate une « coiffe » de substance homogène résultant de la gélification de ces cordons. Après la fécondation, le Fadenapparat périt avec les synergides.

La fonction très probable de cette structure fibrillaire serait de fournir un chemin à l'excrétion d'une substance chimiotactique (pour le tube pollinique) qui se fabriquerait dans les vacuoles de la partie basale des synergides. L'auteur met donc cette structure filamenteuse spéciale en relation avec des fonctions de sécrétion, mais leur accorde une signification toute différente de celle que BOUIN attribuait aux filaments ergastoplasmiques.

Antipodes. — HUSS (06), dans une étude sur le développement et la destinée des antipodes, dessine et décrit à plusieurs reprises une structure fibrillaire à la base des cellules antipodes de plusieurs plantes (*Eranthis hiemalis*, *Clematis orientalis*, etc.). Il explique les dimensions énormes de ces cellules, l'abondance de leur plasma et la grandeur de leur noyau par leur situation sur le passage de la nourriture destinée à l'œuf; mais il ne cherche pas à rattacher les aspects fibrillaires à cette surabondance de matériel nutritif et encore moins à les identifier aux structures ergastoplasmiques de M. et P. BOUIN.

R. Souèges (10) entreprend l'étude de ces formations fibrillaires dans les antipodes des Clématidées et les rattache à l'ergastoplasme. Cette structure apparaît déjà avant la fécondation, sous forme de stries filamenteuses et presque parallèles, à terminaisons peu nettes, et semble, au début du moins, en continuité avec la substance du noyau. Ces filaments atteignent leur maximum de différenciation pendant la formation des premiers noyaux d'albumen et sont constitués, d'après l'auteur, par des granules sériés, enrobés dans une gaine de protoplasme. Ils se résolvent plus tard en masses plus épaisses et plus courtes et « lorsque l'albumen est constitué par une grande cavité limitée par une assise pariétale complète de noyaux, on ne trouve, dans la masse protoplasmique très vacuolaire des antipodes, que des amas informes de substance plasmatique, toujours nettement écartés des noyaux et fixant vaguement la coloration des réactifs spécifiques de l'ergastoplasme ».

V. *Glandes septales, stigmates, galles, « epithélium. »*

Schniewind-Thies, en 1892, dessine, dans les cellules de plusieurs nectaires septaux et dans les cellules stigmatiques, des structures que l'on peut rapprocher de celles dont nous venons de parler, mais n'émet aucun avis sur la valeur de ces formations.

Tischler (06) signale, dans certaines galles, un appareil chromidial semblable à celui qu'il a décrit dans les cellules de tapis. Nemec, en 1905, lui écrivait que toutes les plantes (sauf une) chez lesquelles il avait étudié les galles, renfermaient des formations mitochondriales ou chromidiales. Seulement, tandis que Tischler attribue à ces formations une origine nucléaire, Nemec, au contraire, n'y voit que des cristalloïdes protéiques. C'est la même interprétation que Nemec defend dans son grand travail de 1910.

R. Vandendries (09), dans une étude sur le développement des Crucifères, constate, à un moment donné, de profondes modifications dans le protoplasme de l'assise interne du tégument interne *(épithélium)* : de dense et granuleux qu'il était, le cytoplasme devient nettement filamenteux; il renferme, soit de gros filaments, soit des amas de plus en plus denses qui proviennent de la transformation du cytoplasme.

VI. *Cellules embryonnaires. Mitochondries.*

Nous avons déjà vu que des mitochondries ont été décrites dans divers organes de végétaux : le tapis, les cellules-mères du pollen et

le pollen lui-même ([1]). Au cours de ces dernières années, c'est surtout dans les tissus embryonnaires qu'on les a recherchées et étudiées. Après que SMYRNOW (06) les eut observées dans le méristème de la racine de *Hyacinthus*, DUESBERG et HOVEN (10) les décrivirent dans divers méristèmes. Mais les auteurs se contentent de mentionner la ressemblance de ces formations avec celles qu'on décrit sous le même nom chez les animaux. PENSA (10-11) et en même temps LEWITSKY (11 et 12) étudient les mitochondries dans divers tissus embryonnaires et arrivent à la conclusion qu'elles se transforment en leucoplastes et en chloroplastes. PENSA, d'ailleurs, montre la plus grande réserve touchant la question de l'homologie entre les mitochondries végétales et les mitochondries animales. A leur tour, GUILLIERMOND (11) et FORENBACHER (12) voient, dans les mitochondries des organes embryonnaires, l'ébauche des leucoplastes et des chloroplastes.

Ces interprétations de PENSA et des autres auteurs qui partagent son opinion représentent le seul essai qu'on ait tenté chez les végétaux de mettre les mitochondries en relation avec une différenciation histologique. On sait que, dans les animaux, les mitochondries fourniraient, d'après leurs patrons, l'élément cytoplasmique indifférent qui est appelé à fournir les principales structures de différenciation fonctionnelle (fibrilles musculaires, nerveuses, etc.).

Ajoutons enfin que LUNDEGARD (10) prétend qu'au moins un grand nombre de formations chromidiales et mitochondriales correspondent à des leucoplastes altérés par les réactifs, et que NEMEC (10) y voit des enclaves protéiques ([2]).

B. ÉTAT DE LA QUESTION.

L'aperçu historique que nous venons de terminer n'avait, dans notre esprit, qu'un seul but : nous permettre de définir avec précision les questions qui se posent au sujet des formations cytoplasmiques qu'on observe dans nos objets ([3]). C'est ce que nous allons faire maintenant.

Les « différenciations cytoplasmiques » que nous avons passées en revue peuvent se ramener à deux types généraux : d'abord des structures *cohé-*

([1]) Et dans le sac embryonnaire (v. note p. 372).

([2]) Depuis le dépôt de notre travail ont paru les deux mémoires importants de PENSA (12) et de GUILLERMOND (12), confirmant les conclusions antérieures de ces deux auteurs, de même que les notes de MAYER (12) et de SCHMIDT (12 et 12), aboutissant à des conclusions différentes.

([3]) Nous faisons d'ailleurs abstraction ici de certaines différenciations cytoplasmiques qui doivent être étudiées à d'autres points de vue, telles que le kinoplasme

rentes, constituant dans le protoplasme des dispositions plus ou moins charpentées, c'est le type *ergastoplasme;* ensuite des structures *non cohérentes*, représentées par des formations indépendantes les unes des autres, plongeant librement dans la masse du cytoplasme, c'est le type *mitochondrial* ou *plastocontal*. La notion *chromidiale* peut s'appliquer à la fois ou bien au premier type seulement ou bien aux deux types, suivant qu'elle est prise dans son sens primitif ou dans un sens plus élargi. Primitivement elle désignait des portions nucléaires sorties du noyau *sous forme figurée*, et dans ce sens les structures non cohérentes, les mitochondries, seraient seules à même de correspondre aux chromidies. Plus tard, la notion de chromidie s'élargit jusqu'à devenir synonyme de *trophochromatine*, et ainsi elle désigne simplement de la *matière* chromatique issue du noyau. Dans ce sens elle pourrait s'appliquer aussi bien au type ergastoplasmique qu'au type mitochondrial.

Nous définirons les questions qui se posent d'après l'état de la littérature au sujet des formations qui rentrent dans les deux groupes que nous venons de déterminer, puis nous indiquerons les relations que l'on a établies entre ces deux types.

I. *Type ergastoplasme.*

1. *Morphologie.* — Nous ne parlerons d'abord que des auteurs qui considèrent les dispositions ergastoplasmiques comme authentiques et naturelles.

Nous retrouvons pour l'ergastoplasme les deux grands modes d'organisation décrits pour le cytoplasme en général. Certains auteurs (Bouin, Prenant) lui attribuent une structure *filamenteuse* réticulée, jusqu'au point d'admettre que les filaments peuvent rompre leurs connexions et s'individualiser. D'autres, au contraire, lui attribuent une structure *lamellaire*, soit qu'il s'agisse d'une structure vacuolaire (Gurwitsch, Bonnet), soit qu'il s'agisse d'une organisation alvéolo-réticulée (Strasburger, Habermann).

2. *Origine.* — Pour tous les auteurs dont nous parlons maintenant, le substratum des structures ergastoplasmiques est cytoplasmique. Il s'agit seulement de savoir d'où vient la substance qui provoque l'épaississement des fibrilles ou des lamelles et qui leur donne leur chromaticité.

Plusieurs auteurs attribuent ici un rôle à des *substances nucléaires* sortant du noyau par diffusion et se déposant sur les filaments ou les lamelles. Seulement, les uns inclinent à admettre qu'il s'agit d'une sortie de la sub-

stance chromatique elle-même, *se dégageant du réseau chromosomique* (GARNIER, BOUIN, BONNET, GOLDSCHMIDT) ; d'autres, au contraire, pensent que c'est de la *substance nucléolaire* que le noyau cède au protoplasme (STRASBURGER).

Un autre groupe d'auteurs ne recourt à aucune intervention, du moins immédiate, du noyau. Les lamelles tout entières ne sont qu'un résultat de la vacuolisation du protoplasme (GURWITSCH) ou bien, s'il faut distinguer en elles un substratum et une substance qui s'y trouverait fixée, du moins celle-ci doit être considérée comme résultant de l'élaboration cytoplasmique et non pas comme une contribution nucléaire.

3. *Évolution et rôle.* — La signification physiologique de ces différenciations ergastoplasmiques est conçue de façons très diverses par les auteurs. Les uns n'y voient qu'un simple concomitant morphologique du fonctionnement des cellules et non pas une structure active. Ils se contentent d'ailleurs de décrire cette organisation pour ainsi dire à l'état statique, sans rechercher avec plus de détails la marche de son évolution.

D'autres, au contraire, attribuent à l'ergastoplasme un rôle plus ou moins important. Ce rôle, pour HABERMANN, se réduit, dans les synergides, à constituer une sorte d'appareil de sécrétion. C'est surtout BOUIN qui, à la suite de GARNIER, attribue un rôle considérable et une évolution compliquée à ces formations. Il admet que ces filaments élaborent des matières deutoplasmiques. Aussi, après avoir apparu au voisinage du noyau, où leur arrivait un apport chromatique, se rendent-ils indépendants pour se déplacer ensuite dans le cytoplasme, y fonctionner et disparaître, en passant par la forme de corps paranucléaires.

II. *Type chondriosomal, ou plastocontal.*

1. *Morphologie.* — On a décrit, dans les végétaux, toutes les modalités connues de chondriosomes : les mitochondries, les chondriomites et surtout les chondriocontes. C'est surtout dans les tissus embryonnaires qu'on les observe, et aussi dans les cellules de pollen et les cellules de tapis [1].

2. *Origine.* — Touchant l'origine de ces formations, nous nous trouvons devant les deux grandes conceptions : la conception plastocontale et la conception chromidiale.

[1] De même que dans le sac embryonnaire (voir la note de la page 372).

Cette dernière considère les chondriosomes comme d'origine primitivement nucléaire, soit que l'on admette une émigration, hors du noyau, de portions figurées granulaires ou filamenteuses (Goldschmidt, Beer, Tischler), soit que l'on admette que des substances chromatiques, sorties du noyau par diffusion, acquièrent dans le protoplasme cette forme de granules ou de bâtonnets (conception chromidiale élargie, Goldschmidt). En tout cas, les formations chondriosomales sont considérées comme un représentant nucléaire homologue des chromidies observées chez certains protozoaires.

La conception plastocontale considère les chondriosomes comme des éléments cytoplasmiques se multipliant par bipartition, la cellule étant incapable d'en produire de toutes pièces (Meves, Duesberg, Nicolosi, Lewitsky, Forenbacher, Guilliermond). Les chondriosomes sont, d'après cette façon de voir, des constituants essentiels du protoplasme et, bien que peut-être parfois indécelables, doivent se trouver dans toute cellule [1].

3. *Rôle et évolution.* — Il faut encore ici distinguer les deux hypothèses : la conception chromidiale et la conception plastocontale. Considérons d'abord cette dernière.

C'est dans les animaux surtout qu'on a attribué une grande importance aux chondriosomes, en les considérant comme le substratum de différenciation histologique (cellules conjonctives, cellules musculaires, cellules nerveuses, cellules épithéliales) ou comme l'agent producteur des matières de sécrétion et des matières deutoplasmiques (soit par une élaboration dont ils seraient le siège, soit par une transformation directe); et c'est pourquoi on leur attribue un rôle parallèle à celui du noyau dans la transmission des caractères héréditaires.

Dans les végétaux, on s'est souvent contenté de les décrire comme un élément constitutif du protoplasme (Nicolosi, Meves, Duesberg). D'autres auteurs les ont mis en relation avec la différenciation, mais on n'y a vu jusqu'ici que l'origine des leucoplastes et des chloroplastes (Pensa, Lewitsky, Guilliermond, Forenbacher). Personne encore ne les a considérés comme les agents, d'une manière ou d'une autre, de la production des matières nourricières ou des composés de sécrétion.

Les auteurs qui admettent la conception chromidiale — et qui, d'ailleurs, ne l'appliquent qu'aux cellules du tapis de l'anthère et aux galles —

[1] D'autres auteurs, tels que Regaud, tout en admettant l'importance primordiale des mitochondries, ne se prononcent pas définitivement sur leur mode d'origine.

n'ont pas suivi de près l'évolution des « chromidies ». Ils les considèrent cependant comme représentant la trophochromatine et comme jouant par conséquent un rôle dans les phénomènes nutritifs de la cellule.

III. *Relations entre ergastoplasme et chondriosomes.*

C'est ici un des points les plus discutés.

Il faut placer avant tout l'opinion radicale de ceux qui n'attribuent d'authenticité qu'aux seuls chondriosomes et considèrent l'ergastoplasme comme une altération des chondriosomes sous l'action des réactifs. Tel est l'avis de Champy, qui pense que, chez les animaux, les aspects ergastoplasmiques ne se rencontrent que dans les parties plus internes des pièces fixées, alors que les cellules périphériques du même tissu montrent des chondriocontes typiques.

Il faut mentionner, en second lieu, l'opinion plus radicale encore de Lundegard, qui prétend, du moins pour les végétaux, que nombre de formations décrites comme chondriosomes ne sont que des leucoplastes altérés par les réactifs, et encore l'opinion de Nemec, pour qui les mitochondries et les chondriocontes ne sont que des cristalloïdes protéiques. Ces deux auteurs n'émettent d'ailleurs aucun avis au sujet de l'ergastoplasme.

Un assez bon nombre d'auteurs admet la naturalité des deux structures. Mais ici encore plusieurs distinctions sont nécessaires.

Les uns considèrent, nous l'avons déjà dit, les chondriosomes comme un élément essentiel de tout protoplasme (Meves, etc.). Aussi ces corps ne peuvent-ils faire défaut dans aucune cellule. Seulement certains réactifs sont aptes à amener leur destruction, tel l'acide acétique, et c'est pourquoi ils n'apparaissent pas dans tout matériel. D'autre part, l'ergastoplasme n'est qu'une organisation transitoire. Aussi ne peut-on, même d'un point de vue physiologique, attribuer à ces deux sortes de formations une valeur identique (Meves, Regaud).

D'autres, au contraire, n'admettent l'ubiquité d'aucune de ces deux structures, mais considèrent qu'elles représentent deux modalités d'une même organisation fondamentale ou deux traductions différentes, sous l'effet de conditions ou de réactifs divers, d'une même disposition organique (Bouin, Prenant).

Certains auteurs, élargissant la notion de chromidie, considèrent que chondriosome et mitochondrie sont deux aspects sous lesquels se manifeste dans le cytoplasme la matière chromatique émigrée du noyau (Goldschmidt).

Ce groupement des opinions indiquera clairement, pensons-nous, au lecteur les questions principales qui se posent au sujet des différenciations cytoplasmiques dont nous avons entrepris l'étude.

C. MATÉRIEL ET TECHNIQUE.

1. *Objets d'étude.*

Nous avons précisément choisi comme objets d'étude les trois genres de Liliacées qu'ont étudiés les frères Bouin : *Lilium (croceum* et *martagon), Fritillaria imperialis* et *Tulipa gesneriana*. Malheureusement cette dernière plante ne nous a donné d'assez bons résultats que pour les stades initiaux du sac embryonnaire. Aux stades ultérieurs, le sac embryonnaire se montra toujours contracté et très altéré, du moins après avoir été traité par les méthodes que nous avons employées spécialement pour l'étude du chondriome. C'est une particularité assez frappante, car ces mêmes méthodes fixent très bien les ovaires de *Lilium* et *Fritillaria*. Cette différence d'action des réactifs provient peut-être de ce que toutes les tulipes dont nous disposions avaient été forcées.

2. *Méthodes.*

Les méthodes jouent, dans l'étude des structures cytoplasmiques, un rôle tout à fait prépondérant. Au fur et à mesure que nos recherches progressaient, cette conclusion s'est imposée de plus en plus à notre esprit, et notre travail s'est trouvé être en partie un examen comparatif et critique des divers procédés techniques auxquels on soumet les protoplasmes que l'on veut étudier. Il est donc nécessaire, au début de notre mémoire, d'insister sur les détails des diverses techniques que nous avons essayées. Nous aurons souvent l'occasion, au cours des pages qui vont suivre, d'analyser les aspects variés qu'elles produisent dans le protoplasme.

Fixation.

A. Méthodes ordinaires. — Le premier matériel soumis à notre étude avait été traité pendant une durée de 24 à 48 heures par les mélanges fixateurs que l'on emploie couramment : liqueur de Flemming (forte ou faible, celle-ci selon la formule de Bonn) et celle de Bouin. Ces réactifs sont ceux-là mêmes qui permirent aux frères Bouin de mettre en évidence et d'étudier les formations ergastoplasmiques chez les Liliacées.

Les ovaires avaient été coupés en tronçons de 5 mm. environ et étaient conservés depuis assez longtemps (un an environ) dans l'alcool à 80°. C'est ce mode de fixation qui nous a donné les plus belles structures ergastoplasmiques; par contre, jamais nous n'avons pu obtenir, par ce procédé, les aspects nettement « mitochondriaux » que montrèrent les réactifs dont nous allons maintenant parler.

B. Méthodes spéciales (mitochondriales). — Sous cette rubrique nous rangeons les divers modes de fixation qui permettent la conservation et la coloration des chondriosomes. Mais ici, si l'on veut, à la lumière des méthodes employées, examiner la valeur des résultats obtenus, il ne suffit pas d'énumérer les mélanges utilisés; il faut absolument décrire avec précision les diverses précautions à prendre pour arriver à de bons résultats; nous avons pu constater, en effet, que pour bien conserver les éléments mitochondriaux, la « manière » de fixer importe autant et plus peut-être que le choix des liquides fixateurs. Voici tout de suite un exemple de ce que nous voulons dire : plusieurs auteurs mettent sur le compte de l'acide acétique la production des structures ergastoplasmiques; or, nous verrons que la liqueur chromo-osmique, sans la moindre trace d'acide acétique, peut, dans certaines conditions, livrer à l'observation de belles figures ergastoplasmiques.

a) Nous avons d'abord employé le mélange fort de Flemming, mais avec une proportion très faible d'acide acétique *selon la formule de* Meves-Duesberg (08) ; assez souvent même nous l'avons utilisée sans aucune trace d'acide acétique comme l'a fait récemment Forenbacher (12). Les ovaires coupés en tronçons d'environ 2 mm de longueur furent plongés dans des mélanges très frais et y restèrent un minimun de 3 jours, très souvent 6 à 8 jours. La meilleure durée parait être de 6 jours.

b) Nous avons utilisé en même temps la méthode IV de Regaud (10) préconisée par ce savant pour l'étude des mitochondries et déjà appliquée aux végétaux par plusieurs auteurs (Guilliermond, Pensa, etc.). Nous avons d'abord employé la variante indiquée par l'auteur lui-même : 6 jours dans un mélange de 20 °/₀ de formol commercial et 80 °/₀ d'une solution de bichromate de K à 3 °/₀, en ayant soin de renouveler le réactif tous les jours. Cette fixation, excellente pour les autres cellules de l'ovaire, *contracte beaucoup trop le sac embryonnaire*; nous avons réussi à diminuer cette contraction en fixant, pendant une durée de 6 à 12 heures, par le formol seul (solution aqueuse à 20 °/₀ de formol commercial) avant d'employer le mélange formol-bichromate. Parfois même nous nous sommes contenté de la simple fixation au formol concentré (40 °/₀) pendant 2 à 3 jours.

Le protoplasme du sac embryonnaire se montrait fort vacuolisé, mais les granulations mitochondriales étaient conservées.

Nous avons aussi essayé toutes sortes de modifications de la liqueur au formol-bichromate (diminution de la concentration en bichromate de K, augmentation graduelle de cette concentration, etc.). Aucune des compositions que nous avons imaginées ne nous a fourni d'aussi bons résultats que l'emploi de la liqueur chromo-osmique. Toujours, dans les stades avancés, le sac embryonnaire est contracté et détaché des cellules voisines.

c) On sait que, dans les analyses des effets produits par un réactif fixateur, il faut tenir compte non seulement de la « fixation » ou des « modifications » réalisées dans le protoplasme par l'action directe du fixateur lui-même, mais, étant donné que nos objets ne peuvent être examinés qu'en coupes microscopiques et que, par conséquent, ils se trouvent encore, après avoir subi l'action du fixateur, soumis à l'influence de tous les liquides à travers lesquels se fait l'inclusion dans la paraffine, il faut donc aussi tenir compte du degré plus ou moins grand d'*inaltérabilité* que le fixateur confère aux structures à l'égard des traitements ultérieurs (FISCHER, 99).

Partant de ce principe, nous nous sommes demandé si nous n'obtiendrions pas de meilleurs résultats en soumettant d'abord nos objets à un réactif autre que le REGAUD, par exemple le FLEMMING, indemne du reproche, que nous venons de faire au REGAUD, de contracter violemment la cellule, et en passant seulement ensuite nos objets dans la liqueur formolo-bichromatée pour leur assurer les effets de stabilité qui sont l'apanage de ce dernier réactif.

De fait, si, après une fixation de 12 heures par le FLEMMING, fort ou faible, on plonge les objets pendant 6 jours dans le formol-bichromate de K, les cellules sont admirablement conservées, sans aucune contraction ; les organisations nucléaires sont parfaitement analysables, contrairement à ce qui a lieu après l'action exclusive du REGAUD ; en ce qui concerne la structure interne du cytoplasme, la liqueur de FLEMMING semble l'avoir fixée définitivement pendant ses douze heures d'action ; le formol-bichromate a simplement pour effet, comme nous l'avions supposé, de maintenir stable et inaltérable, malgré le passage par les divers alcools et le chloroforme, la structure résultant de l'action du premier fixateur. Ce sont les préparations obtenues par ce procédé (fixation au FLEMMING faible, ensuite 6 jours dans le formol-bichromate de K) qui nous ont permis de suivre les différents degrés d'altération des structures corpusculaires du cytoplasme

et leur transformation problable en structures ergastoplasmiques [1]. Les objets fixés simplement pendant 12 ou 24 heures au FLEMMING faible, sans post-chromisation, montrent toujours au contraire l'ergastoplasme bien constitué.

d) Enfin la meilleure fixation pour l'étude des mitochondries nous parait être la suivante :

2 à 3 jours dans le mélange chromo-osmique selon la formule de MEVES-DUESBERG (un séjour plus prolongé amène la dissociation des cellules) ; ensuite 4 jours ou plus dans le formol-bichromate. De la sorte, les tissus sont bien conservés, les cellules ne subissent aucune contraction et le chondriome se colore très bien, soit à l'hématoxyline ferrique, soit au crystall-violett. Après ces fixations de longue durée, surtout après l'emploi du bichromate de K, un lavage de 24 heures à l'eau courante est nécessaire ; sinon, comme l'a fait remarquer DUESBERG, les objets se coupent très mal au microtome.

Au sujet de ces diverses méthodes, nous insistons encore sur deux points : d'abord il faut employer des liqueurs fixatrices toutes fraiches qui n'aient pas eu le temps de subir d'altération dans leur composition par suite de réactions chimiques lentes ; ensuite il faut enrober les objets le plus tôt possible après la fixation ; nous avons des raisons de penser avec FISCHER (99) que, du moins dans certains cas, le séjour prolongé dans les alcools peut modifier les structures protoplasmiques.

Coloration

a) Après les méthodes ordinaires (FLEMMING et BOUIN, 1-2 jours) nous avons coloré presqu'exclusivement à l'hématoxyline ferrique.

Pour colorer le fond du cytoplasme, nous avons très souvent essayé le rouge Congo, qui prend très difficilement d'ailleurs.

b) Après fixation selon la méthode IV de REGAUD, nous avons mordancé à chaud dans une solution d'alun concentrée (5-7 %) et coloré par une hématoxyline préparée selon la formule du même auteur.

c) Après fixation au mélange de FLEMMING avec très peu ou sans acide acétique, suivie ou non de l'action d'autres réactifs, nous avons employé, soit la coloration au crystall-violett suivant la méthode de BENDA modifiée (cf. MEVES-DUESBERG), soit la coloration à l'hématoxyline ferrique ; les préparations au crystall-violett mettent mieux en relief les forma-

[1] Nous préciserons plus loin notre pensée au sujet de la relation entre les deux structures.

tions mitochondriales; mais cette méthode donne des résultats inconstants et permet beaucoup moins l'étude du reste du cytoplasme.

d) Assez souvent aussi, après le traitement par les diverses liqueurs chromo-osmiques, nous nous sommes contenté de la coloration obtenue par l'action du fixateur. Parfois nos préparations furent simplement plongées quelques minutes dans le xylol pour dissoudre la paraffine, puis montées immédiatement dans le baume de Canada; nous pouvions ainsi observer les éléments protoplasmiques qui se colorent sous l'osmium; ensuite, après avoir dessiné à la chambre claire l'un ou l'autre sac embryonnaire et avoir noté surtout l'emplacement des substances imprégnées d'osmium, nous démontions la préparation, nous éliminions toute trace d'osmium par le passage dans l'eau oxygénée et nous écartions les substances graisseuses par un séjour prolongé dans le xylol. Enfin, nous colorions les préparations ainsi traitées, soit par l'hématoxyline ferrique, soit par la fuchsine acide. De cette façon nous pouvions étudier les portions cytoplasmiques qui environnent les globules osmiophiles et les globules graisseux.

e) Plus souvent encore nous avons utilisé la méthode à l'osmium réduit préconisée par Fauré-Frémiet, mais dans sa forme la plus simple : nos préparations, au sortir de l'alcool, furent lavées quelques minutes, puis placées pendant 2 heures dans une solution d'acide pyrogallique à 10 $^0/_0$ et colorées ensuite légèrement par l'éosine ou le rouge Congo.

Pour nous permettre la comparaison entre les effets de ces diverses méthodes, il faut qu'elles soient appliquées à des cellules identiques.

Dans ce but, nous sérions très soigneusement nos coupes et nos préparations. En colorant de façons diverses des préparations *qui proviennent d'un même tronçon d'ovaire et qui se suivent immédiatement*, nous obtenons certainement des cellules comparables. Disons de suite que nous avons constaté une concordance parfaite entre les résultats fournis par la coloration à l'hématoxyline et ceux que nous a donnés le crystall-violett, mais il n'en est pas de même si l'on compare ce dernier procédé avec la méthode à l'osmium réduit.

Nous n'avons pas cru devoir répéter les essais de coloration nucléaire faits avec beaucoup de précision par M. et P. Bouin; le changement de chromaticité du noyau, au cours de l'évolution du sac embryonnaire, nous parait d'ailleurs incontestable. mais la question capitale sera de savoir si les conclusions qu'en tirent les auteurs français sont justifiées.

De plus, notre intention, en employant des techniques aussi variées, n'a jamais été de faire de la microchimie précise; nous voulions simplement trouver les mélanges fixateurs les plus aptes à nous permettre l'étude morphologique du cytoplasme des cellules en question. Comme essai microchimique proprement dit, nous avons simplement utilisé l'iodo-iodure de K sur des objets fixés selon les méthodes précédentes; à aucun stade nous n'avons pu déceler de l'amidon dans le sac embryonnaire, ni même dans les cellules nucellaires situées sous le sac lui-même.

A maintes reprises, nous avons essayé d'observer des ovaires *à l'état frais;* malheureusement nous n'avons jamais obtenu de résultats satisfaisants; c'est à peine si nous avons pu distinguer dans le sac embryonnaire, une structure vaguement granuleuse. Pour étudier la structure interne de cette grande cellule qu'est le sac embryonnaire des Liliacées, il faut évidemment qu'elle soit entamée par le rasoir : sinon il est impossible de savoir la forme, les dimensions et surtout les relations des divers éléments cytoplasmiques qu'elle renferme. Or, chaque fois que le rasoir la touche, sur un ovaire vivant il la détache des cellules voisines, si bien que les coupes les plus minces, les seules utiles, ne présentent jamais qu'une grande cavité vide à l'emplacement du sac embryonnaire.

RECHERCHES PERSONNELLES.

La nature des procédés techniques employés jouant un grand rôle dans les questions que nous allons examiner, nous avons jugé nécessaire de décrire séparément les résultats que nous ont fournis, d'un côté, les méthodes ordinaires et, de l'autre, les méthodes spéciales. Ce sont ces dernières qui nous ont donné la clé des dispositions ergastoplasmiques. Néanmoins l'étude des renseignements apportés par les méthodes ordinaires est très utile, ne fût-ce que pour mieux préciser quelles sont les « structures » qu'il s'agit d'interpréter.

CHAPITRE I.

Méthodes ordinaires (FLEMMING et BOUIN).

L'Ergastoplasme.

1. Première différenciation de la cellule-mère [1].

On ne tarde pas à pouvoir, dans le jeune ovule, distinguer la cellule-mère d'avec ses voisines. Il était important pour nous de rechercher les

[1] La cellule sous-épidermique apicale du nucelle, dans le Lis, devient elle-même, comme on le sait, le sac embryonnaire et ne donne pas naissance, comme dans d'autres plantes, à une

premiers signes de la destination de cette cellule, à l'effet de savoir d'où prend origine la première impulsion pour les modifications cytoplasmiques dont elle sera bientôt le siège.

D'après M. et P. Bouin, ce serait d'abord sur *le noyau* que porteraient les premières modifications : « Le noyau augmente considérablement de volume, il semble moins riche en chromatine et les mailles du réticulum deviennent de plus en plus larges. Le cytoplasme lui aussi ne tarde pas à se développer rapidement; la future cellule-mère dès lors se distingue, par son volume et son protoplasme plus dense, des cellules nucellaires voisines. »

Il nous a semblé que, si réellement c'est sur le noyau que portent les premières modifications, ce fait pourrait entrainer des conclusions d'une certaine importance. Aussi avons-nous étudié ce point sur un grand nombre de cellules-mères très jeunes. Nous avons constaté que c'est *en même temps dans le protoplasme et dans le noyau* que se manifestent les premières étapes de l'évolution spéciale de la cellule-mère.

Il est bien vrai que, si on observe une cellule-mère *nettement* constituée, il semble que sa caractéristique la plus apparente réside dans les dimensions énormes de sa cavité nucléaire, FIG. 2. Mais ce n'est déjà plus le premier début des phénomènes et on peut, dès avant ce stade, reconnaitre la cellule-mère, au milieu des cellules qui l'entourent. Dans les coupes axiales de tout jeunes ovules, on voit clairement une cellule sous-épidermique se distinguant de ses voisines par des dimensions un peu plus grandes du cytoplasme et du noyau. La comparaison de semblables ovules avec des ovules un peu plus avancés prouve que la cellule sous-épidermique un peu plus développée que les autres cellules nucellaires représente réellement la cellule-mère à son premier début. Or, on ne peut pas dire que, dans cette cellule, l'accroissement se soit fait sentir plus considéra-

---

tétrade de mégaspores virtuelles. Il vient donc un moment où cette cellule mérite le nom de mégaspore. Néanmoins il est certain qu'au moment où elle commence à se distinguer de ses voisines, sous l'épiderme du nucelle, cette cellule est l'homologue d'une cellule-mère du sac embryonnaire, d'une cellule-mère de mégaspores. A quel moment faut-il placer le passage de l'étape : cellule-mère, à l'étape : mégaspore? La question est discutée (Voir, entre autres, Coulter (09)). Ici, adoptant la manière la plus généralement reçue d'envisager les phénomènes, nous considérerons que la première caryocinèse du sac embryonnaire du Lis, bien que s'accomplissant comme une hétérotypie réductionnelle, correspond réellement à la première *cinèse de segmentation* de la mégaspore. Par conséquent, nous plaçons le moment de transition dont nous venons de parler — assez théorique d'ailleurs — au stade où l'accroissement de la cellule-mère devient trop considérable pour être suivi encore d'une division en tétrade. Les premiers dépôts de substances deutoplasmiques indiqueraient pratiquement cette transition.

blement dans le noyau que dans le protoplasme. Au contraire, il est clair que ces deux parties de la cellule ont subi un développement parallèle [1].

Examinons de plus près ce qui, dans le noyau et dans le protoplasme, signale la première différenciation de la cellule-mère.

1. *Noyau.*

Lorsque nous parlons de l'accroissement du noyau, c'est de la vacuole nucléaire que nous voulons parler. Car l'élément chromatique n'augmente pas proportionnellement. Au contraire, il semble se restreindre. Et cela même soulève une question : le début des phénomènes dans la cellule-mère comporte-t-il une diminution réelle, dans le noyau, de la substance chromatique? Cette diminution pourrait se faire, ou bien par une sortie de chromatine, soit sous forme figurée, soit par diffusion; ou bien par une transformation chimique qui se réaliserait à l'intérieur de la membrane nucléaire.

Les partisans de la théorie chromidiale ont affirmé, à plusieurs reprises, avoir constaté une expulsion de chromatine en dehors du noyau, dans des cellules végétales; c'est pourquoi nous nous sommes attardé à rechercher. dans de nombreuses préparations présentant les premiers stades, l'un ou l'autre aspect qui pût correspondre à une sortie, hors du noyau, d'éléments figurés. Ce fut tout à fait en vain. D'autre part, une diffusion de chromatine, comme telle ou modifiée, à travers la membrane nucléaire, ou simplement une disparition partielle de la substance chromatique par suite du travail chimique à l'intérieur du noyau, sont autant d'hypothèses possibles, mais aucune d'elles n'est actuellement susceptible de vérification.

L'observation microscopique nous incline plutôt à penser qu'il n'y a pas, tout au début, de diminution appréciable de chromatine. Il n'y aurait là qu'une disproportion amenée par l'accroissement considérable de la vacuole nucléaire [2].

La *substance nucléolaire* ne paraît pas diminuer non plus. Le noyau possède très souvent un seul gros nucléole rond situé au centre, parfois deux ou trois. Pour plus de facilité, nous n'avons étudié que les noyaux qui en renferment un seul et nous n'avons constaté aucun changement sensible dans les dimensions nucléolaires, du moins durant les phases présynap-

[1] Il nous paraît d'ailleurs tout naturel de considérer cet accroissement comme le résultat d'un apport plus abondant de nourriture.

[2] Il n'est pas même certain que cet accroissement soit naturel; nous verrons plus loin, en effet, que certains réactifs, le formol-bichromate par exemple, augmentent souvent considérablement les dimensions naturelles du noyau.

tiques. Au stade synaptique, le nucléole prend très souvent la forme de croissant.

2. *Cytoplasme.*

Au total, le cytoplasme de la jeune cellule-mère est très semblable à celui des cellules nucellaires. Dans la plupart des cellules que nous avons observées, il montre, dès le début, un réseau filamenteux-lamellaire (1) très net, dont les mailles sont de dimensions très diverses, FIG. 2.

Disons tout de suite que nous ne voulons pas poser ici la question de savoir si cette organisation est naturelle ou si elle ne représente que le résultat de l'action des réactifs fixateurs sur un protoplasme qui, sans cela, serait homogène. Nous dirons un mot de cette question lorsque nous discuterons les structures ergastoplasmiques. En attendant, toutes nos descriptions et discussions auront donc pour base les structures cytoplasmiques telles qu'elles apparaissent après l'action des fixateurs ordinaires.

Le cytoplasme présente aussi parfois l'aspect d'un précipité granuleux, dans lequel on retrouverait difficilement un réseau ; mais nous n'avons rencontré ces images que dans des cas très rares.

M. et P. Bouin, au contraire, n'ont jamais rencontré de réticulum tout au début ; ils y ont toujours observé une « structure finement granuleuse » et ce n'est que plus tard qu'ils trouvent « dans le cytoplasme une structure très peu accusée, mais qui, néanmoins, se montre nettement réticulaire ». D'autre part, ils conçoivent ce réticulum comme constitué de *fibrilles* anastomosées et cette conception est à la base de l'interprétation qu'ils donneront de tous les aspects ultérieurs : « Faisons remarquer, écrivent-ils, que, d'une façon schématique, on peut considérer ce réticulum comme constitué par des filaments dont les uns sont disposés à peu près concentriquement autour du noyau, et dont les autres, dirigés perpendiculairement aux premiers, constituent des anastomoses transversales. C'est sur les fibrilles concentriques que vont se réaliser presque exclusivement les modifications qui nous intéressent ». La suite de cette étude montrera, nous l'espérons, que cette distinction entre fibrilles concentriques et anastomoses transversales

(1) Nous disons une structure filamenteuse-lamellaire. En effet, bien des « filaments » apparents de ce réseau peuvent, à l'aide de la vis micrométrique, se poursuivre sur une grande profondeur, ce qui prouve qu'ils ne représentent que la section optique de vraies lamelles, se rattachant les unes aux autres de façon à délimiter des alvéoles. Peut-être cependant existe-t-il dans la structure certaines parties vraiment filamenteuses. Et c'est pourquoi nous l'appelons un réseau filamenteux-lamellaire.

n'a aucune raison d'être, et que les aspects ergastoplasmiques ne se laissent pas simplifier sur un pareil schéma.

Nos observations, au sujet du cytoplasme pendant les stades du début, diffèrent donc en deux points de celles des auteurs français : dès la toute première différenciation, nous rencontrons toujours un réticulum bien net; de plus, ce réticulum n'est pas formé de fibrilles, mais presque exclusivement constitué de lamelles et nous verrons qu'il restera tel jusqu'à la fin. Nous reviendrons plus tard sur ces divergences entre nos constatations et celles des frères Bouin.

II. L'ergastoplasme.

Malgré de nombreux essais de sériation, nous n'avons pu établir une évolution continue et régulière des formations ergastoplasmiques, comme ont cru le voir les auteurs français; cela ressortira de notre exposé. Néanmoins nous diviserons ce paragraphe d'après la description des savants français. Nous examinerons d'abord la naissance et le développement des structures *filamenteuses*, ainsi que leur constitution intime; ensuite nous étudierons les diverses formations *arrondies ou spiralées* qui leur succèdent.

1. *Formations filamenteuses.*

Apparition. — Il serait bien difficile de dire quand apparaît l'ergastoplasme dans la cellule-mère du sac embryonnaire. D'une part, le cytoplasme montre, dès le début, des épaississements plus ou moins chromatophiles sur les lamelles du réticulum, FIG 1*a*; d'autre part, toutes les cellules voisines manifestent de ces aspects ergastoplasmiques, quelquefois même d'une façon plus accentuée. C'est seulement après que s'est produit un certain accroissement du cytoplasme et que des plages plus claires ont apparu dans son intérieur que l'on y distingue des lamelles plus longues, plus fortement colorées et plus nombreuses que dans les autres cellules, FIG. 2bis, 3, 3bis.

Il n'y a pas d'endroit privilégié pour l'apparition de ces lamelles chromatophiles. Notons d'abord qu'elles apparaissent sans aucune relation avec *l'orientation des mailles* du réseau; on les voit tout aussi bien sur « les anastomoses transversales » que sur « les fibrilles concentriques ». Aussi dans la FIG. 2bis, les lamelles épaissies sont tantôt perpendiculaires, tantôt tangentielles au noyau; elles ont d'ailleurs le plus souvent la forme d'anses à

branches assez courtes et d'orientation très variée, FIG. 3bis. Parfois on rencontre dès ce stade de longues lamelles contournées, bifurquées, lisses et très épaisses, FIG. 3.

Ces mêmes FIG. 3 et 3bis montrent que la localisation de ces épaississements n'affecte aucune relation avec la situation du noyau dans la cellule; l'ergastoplasme apparait soit dans les angles de la cellule, FIG. 3 à gauche, soit surtout, FIG 3bis, dans les plages cellulaires où l'espace compris entre le noyau et la membrane de la cellule est le plus considérable : en d'autres termes, si la production des structures ergastoplasmiques montre des préférences pour certaines régions, c'est pour les zones où le protoplasme est le plus abondant et non pour les contrées qui avoisinent le noyau. Cela est important au point de vue de la discussion que nous ferons plus tard.

Développement ultérieur. — Les aspects ultérieurs deviennent de plus en plus variés et c'est ici que l'on peut se convaincre que les formations ergastoplasmiques n'ont pas d'évolution régulière. Et pourtant, d'après les auteurs français, au stade initial d'orientation concentrique autour du noyau devrait succéder un état de désordre et de dispersion des bâtonnets dans le protoplasme.

Cette dispersion résulterait de l'individualisation des fibrilles épaissies, individualisation qui aurait pour but de leur permettre de s'orienter dans un sens radiaire autour du noyau et de se grouper ensuite aux deux pôles. - Bientôt, disent-ils, à ce bouleversement des formations filamenteuses, succède leur orientation en sens radiaire autour du noyau. Peu à peu, les filaments subissent un mouvement de bascule; une de leurs extrémités se tourne vers le noyau, tandis que l'autre extrémité flotte librement dans le cytoplasme ambiant. Tout se passe donc comme si le noyau exerçait une attraction magnétique sur les bâtonnets cytoplasmiques, leurs extrémités ayant des pôles de nom contraire. Il est cependant impossible de dire quelle est, pour un filament donné, l'extrémité qui se dirigera vers le noyau; les filaments d'une même région semblent subir des mouvements en sens inverse les uns des autres, et c'est précisément ce fait qui donne à l'ensemble de la formation ergastoplasmique, à un certain stade, l'aspect d'écheveau emmêlé dont nous avons parlé précédemment. - Nous avons, en effet, constaté souvent pendant le synapsis, FIG. 10, une certaine orientation radiaire de la structure ergastoplasmique, mais l'explication qu'en donnent les auteurs cités nous parait assez fantaisiste; jamais nous n'avons vu des bâtonnets s'isoler, s'individualiser pour émigrer, à la façon de pe-

tites aiguilles aimantées, aux deux pôles du noyau; nous n'avons jamais non plus observé des écheveaux emmêlés, résultat de leur groupement. Nous avons constaté au contraire que toujours ces cordons épaissis gardent leurs connexions avec le reste du cytoplasme.

C'est ce qu'a constaté aussi STRASBURGER (08) en reprenant l'étude du sac embryonnaire des Liliacées.

Naturellement, comme ces formations s'accroissent de plus en plus, elles finissent par occuper tout le cytoplasme et sont forcées de s'orienter d'après la forme de la cellule et le sens de son accroissement, de même que d'après la situation et les dimensions du noyau. Aussi leur disposition ordinaire sera celle des FIG. **10** et **15**. Mais d'autres dispositions s'observent assez fréquemment. Elles avaient d'ailleurs déjà été décrites d'une façon complète par MOTTIER (97). Ces cordons, dit cet auteur, forment « eine Art Filz oder eine Zone im Umkreis des Kerns;... manchmal treten sie als deutlich sichtbare Massen von dicken, fast parallel verlaufenden Fäden im oberen oder unteren Ende hervor, oder sie laufen auch wohl vom Kern in eine oder mehrere Richtungen strahlig nach aussen ». Il arrive aussi que « einige Stränge oder Fäden den Kern umstrahlen, während andere im unteren Ende der Zelle zu einer besonderen Gruppe vereinigt sind. » Nous avons retrouvé tous ces aspects au même stade nucléaire, c'est-à-dire pendant le synapsis, et nous croyons qu'il est impossible d'établir entre eux aucune relation de succession.

Reconnaissons d'ailleurs que les auteurs français n'insistent pas sur leur interprétation « magnétique » et semblent même, pour le genre *Tulipa*, vouloir expliquer l'orientation des bâtonnets simplement par la forme de la cellule.

La seule évolution de l'appareil ergastoplasmique que l'on puisse admettre, consisterait donc uniquement en une différenciation de plus en plus abondante, dans le cytoplasme, de formations apparemment filamenteuses et très colorables.

Structure intime. — Étudions maintenant la structure intime de ces formations.

a) Et tout d'abord, sous quel aspect prennent-elles naissance? La forme première sous laquelle apparaissent les épaississements chromatophiles serait, d'après les auteurs français, le granule [1].

---

[1] Il est vrai qu'ils ajoutent : « cet aspect n'est sans doute pas l'expression de la réalité, peut-être est-il produit par les réactifs coagulants employés pour la fixation ». Mais dans leurs travaux ultérieurs (05), songeant de plus en plus à rapprocher leurs descriptions des images mitochondriales, ils n'ajoutent plus cette restriction.

Après l'action des fixateurs ordinaires, nous n'avons jamais trouvé de filaments constitués d'une enfilade de granules; les épaississements paraissent plutôt se faire d'une façon tout à fait irrégulière. En étudiant de près la FIG. 1*a*, on voit que l'aspect granuleux, que montre la même cellule dessinée à un faible grossissement et d'après un seul niveau, FIG. 1*b*, n'est qu'une illusion et qu'en réalité les épaississements sont tout à fait irréguliers, généralement plus forts aux nœuds.

Nous verrons, dans la suite, que le chondriome, à ces stades de début, est représenté par des corpuscules très nettement vésiculaires; les granules pleins et d'ailleurs plus petits dont parlent les auteurs français ne peuvent donc pas être des mitochondries, d'autant plus que les réactifs qu'ils ont employés altèrent profondément ces derniers corpuscules, et que la première altération consiste précisément à les gonfler.

Dans certaines préparations des stades initiaux, nous avons remarqué, même dans nos préparations « ordinaires », la présence d'autres vésicules, plus grandes que les vésicules mitochondriales, assez nombreuses et disséminées dans tout le cytoplasme. Nous les avions d'abord interprétées comme de simples alvéoles faisant partie du réseau général. S'il reste quelque chose de la structure mitochondriale après emploi des fixateurs ordinaires, les vésicules dont nous parlons pourraient bien être des mitochondries gonflées. Néanmoins nous pensons plutôt qu'elles correspondent aux globules deutoplasmiques dont nous parlerons plus loin.

Il n'est donc pas vrai de dire que les filaments ergastoplasmiques proviennent de la fusion de granules; il n'est pas permis non plus de parler d'un épaississement *progressif* de fibrilles préexistantes, dû au dépôt d'une substance chromatophile et d'où résulteraient des filaments d'abord granuleux, puis de plus en plus *lisses* et de plus en plus *épais*.

Nous avons déjà dit, en effet, que dès le début on rencontre des lamelles lisses et épaisses, FIG. 3; d'autre part, aux stades les plus avancés, les filaments ergastoplasmiques ont très souvent un contour irrégulier et une apparence grossièrement granuleuse, FIG. 10.

b) Voyons enfin quelle est la vraie nature de ces formations, telle du moins qu'elle se révèle après emploi des réactifs ordinaires.

Presque tous les auteurs qui, après M. et P. BOUIN, ont étudié l'ergastoplasme (GURWITSCH, LAGUESSE, REGAUD, BONNET) considèrent les formations ergastoplasmiques comme des structures non pas filamenteuses, mais *lamellaires*. Ces auteurs insistent surtout sur ce fait que jamais on ne rencontre dans le cytoplasme en question des régions pointillées, comme

cela arrive nécessairement lorsqu'il s'agit de véritables fibrilles (dans les coupes de fibres nerveuses, par exemple).

A cet argument, l'observation microscopique ajoute une confirmation directe : en effet, on peut souvent suivre ces formations ergastoplasmiques à travers toute l'épaisseur d'une coupe; on peut même les retrouver dans plusieurs coupes consécutives. De plus, elles servent presque toujours de limite à des régions homogènes de plasma. Le plus souvent elles ont la forme d'anses contournant un espace plus clair, FIG. 11 et 12, ou plus sombre, FIG. 14; parfois elles sont comme des cloisons plus ou moins tendues entre deux zones cytoplasmiques différentes, FIG. 2 et 3.

C'est donc bien à tort que l'on a pu considérer les bâtonnets décrits par M. et P. BOUIN comme des chondriomites. Non seulement ces « bâtonnets » n'ont pas la forme typique de chondriomites (ceux-ci ne sont jamais effilés aux deux bouts), mais de plus, ce ne sont même pas des bâtonnets, mais des lamelles.

2. *Formations spiraloïdes. — Corps et corpuscules paranucléaires; globules osmiophiles.*

Aux structures filamenteuses succède une structure toute différente qu'il nous reste à analyser. Les FIG. 13, 16 et 17, représentant des sacs embryonnaires au stade pachytène ou à un stade voisin, nous montrent nettement les trois sortes de formations dont nous allons parler : des corps de forme toute spéciale, que nous dénommons des *masses spiraloïdes* à cause de leur aspect « enroulé »; des *globules*, que nous pouvons, en raison de leur affinité pour l'osmium, appeler *globules osmiophiles*, parfois vésiculeux et possédant alors un bord plus colorable que le centre; de nombreuses petites *vésicules*, situées sur un réseau fondamental.

a) *Corps spiraloïdes.*

Les plus belles formations spiraloïdes que nous ayons rencontrées, nous ont été fournies par un matériel abondant de *Lilium croceum*, fixé pendant 24 heures dans le FLEMMING fort et conservé pendant plus d'un an dans l'alcool à 80°. C'est de ce matériel que proviennent, entre autres, les FIG. 13 et 17.

Elles s'ébauchent assez tôt, même avant le synapsis, FIG. 11 et 12; elles se montrent de plus en plus nombreuses pendant le synapsis, FIG. 13, tandis qu'il n'en reste plus que des traces au stade strepsitène.

Tantôt elles apparaissent près du noyau, tantôt à la base de la cellule, FIG. **13**; presque toujours elles finissent par envahir tout le cytoplasme, FIG. **17**. Elles sont de dimensions très variables, FIG. **11** et **13**, et l'on trouve toutes les transitions entre les plus grandes qui représentent les « corps » paranucléaires décrits par M. et P. Bouin et qui apparaissent d'ailleurs toujours dans les stades peu avancés, FIG. **11**, et les plus petites que ces mêmes auteurs appellent « corpuscules » paranucléaires.

Comme les cordons ergastoplasmiques, les bords de ces formations spiraloïdes se colorent par l'hématoxyline ferrique, mais moins intensément cependant. L'intérieur de ces corps est parfois plus clair, FIG. **17**, parfois plus foncé, FIG. **11** et **13**, que le cytoplasme environnant.

Au premier aspect, ces formations semblent, lorsqu'elles sont pleinement développées, constituées de filaments enroulés; à un examen plus attentif, on constate encore une fois que ces prétendus filaments sont plutôt des *lamelles* et semblent représenter des parois de vacuoles ou des enclaves plus ou moins en dissolution.

Ajoutons que, dans les préparations qui n'ont pas été traitées par les méthodes mitochondriales, les formations spiraloïdes sont en continuité avec les lamelles ou les filaments qui remplissent le reste du cytoplasme.

La FIG. **6** montre un aspect intéressant de ces productions. On en reconnait quatre, constituées d'une assez volumineuse boule, de contours irréguliers, colorée en gris par l'hématoxyline, à l'exception de certains corpuscules plus noirs : ces boules plongent chacune dans une sorte de cavité fermée par une lamelle ou par plusieurs lamelles emboitées, la boule se trouvant d'ailleurs, en certains points, au contact des lamelles elles-mêmes.

Nos préparations de *Lilium martagon* ne contiennent pas de formations « spiraloïdes » aussi nettes. Néanmoins il nous parait certain que l'on y trouve au moins des formations homologues et que l'étude d'un matériel plus abondant que celui dont nous avons disposé ferait découvrir des aspects identiques à ceux du *Lilium croceum*.

Dans la FIG. **4**, le protoplasme, fixé par le Flemming fort, renferme des corps volumineux qui manifestent une tendance évidente à devenir des formations spiraloïdes; dans les FIG. **14** et **15** on remarque, à côté de productions filamenteuses, des corps arrondis ou ovalaires qui ressemblent assez à de petites formations spiraloïdes et nous paraissent avoir certainement la même valeur.

b) *Globules osmiophiles.*

Dans certaines figures, les globules dont nous voulons parler paraissent en relation avec les lamelles des structures spiraloïdes, FIG. **17**. Cependant les FIG. **16** et **18** montrent qu'ils peuvent en être indépendants. Ils apparaissent d'ailleurs assez tôt dans le développement du sac embryonnaire.

Ces globules paraissent correspondre aux *globules graisseux* que décrivent M. et P. BOUIN, au moment où toute différenciation ergastoplasmique a disparu. On retrouve de semblables globules, mais de formes plus irrégulières et de dimensions plus grandes, dans les cellules nucellaires de la région chalazienne [1].

Les globules osmiophiles apparaissent clairement surtout dans des objets fixés par le FLEMMING-MEVES, même pendant 24 heures seulement, FIG. **18**. On les retrouve aussi après fixation par le FLEMMING fort, FIG. **17**. Ils apparaissent alors pleins et d'une teinte brun chocolat sous l'hématoxyline.

c) *Vésicules.*

Enfin, à côté de ces productions spiraloïdes et de ces globules osmiophiles, nous avons parfois rencontré, même dans nos préparations « ordinaires », de petites vésicules disséminées dans tout le cytoplasme, de dimensions assez constantes, mais en nombre très variable d'après les préparations; néanmoins c'est la fixation à l'aide d'une liqueur de FLEMMING pauvre en acide acétique, même pendant une durée de 24 heures seulement, qui les conserve surtout, FIG. **16** et **18**.

Plus tard, surtout pendant la première mitose du sac embryonnaire, nos préparations « ordinaires » ne montrent plus dans le cytoplasme, à côté de quelques nucléoles extranucléaires, qu'un très grand nombre de petits granules non vésiculeux et conservés par toutes les fixations. Nous reviendrons sur ces formations vésiculeuses et granuleuses dans le chapitre suivant.

Il nous faudrait examiner ici le lien qui unit peut-être les diverses formations que nous venons de décrire à la structure « ergastoplasmique » des stades précédents. Mais cette question ne pourra être utilement examinée qu'après avoir étudié les résultats fournis par les méthodes « mitochondriales ».

[1] Le protoplasme de ces cellules prend toujours des aspects très voisins de ceux du sac embryonnaire.

Chapitre II.

Méthodes « mitochondriales ».

Structures corpusculaires (¹).

Les images cytoplasmiques que nous allons étudier dans ce chapitre sont absolument différentes de celles que nous avons rencontrées jusqu'ici. Pour rendre cette opposition plus vivante, nous choisirons expressément les préparations qui nous ont donné les aspects les plus nettement mitochondriaux. Or, le chondriome n'est bien conservé, comme nous l'avons dit plus haut, que sous certaines conditions : réactifs frais, longue durée de fixation, pénétration facile du réactif, etc. De plus, une seule liqueur nous a paru tout à fait satisfaisante, c'est la liqueur chromo-osmique avec très peu d'acide acétique; l'on sait, d'autre part, que cette liqueur imprègne difficilement les objets : aussi, bien que nous ayons débité les ovaires en courts tronçons pour faciliter la pénétration, nous n'avons pu utiliser avec confiance que les coupes pratiquées *dans le premier quart de millimètre* à partir de chacune des extrémités d'un tronçon donné (²). Si l'on ajoute à cela que beaucoup de coupes ne renferment pas de sac embryonnaire, on comprendra aisément qu'il nous a fallu monter un *nombre considérable* de préparations pour trouver des images de mitochondries typiques non altérées.

L'espèce spécialement étudiée dans ce chapitre est *Fritillaria imperialis*; pour les stades initiaux, *Tulipa gesneriana* nous a donné quelques bons résultats.

Nous n'aurons plus à nous occuper ici du noyau; les remarques qu'on pourrait faire seraient identiques à celles que nous avons formulées dans le chapitre précédent. Notons seulement les changements de colorabilité très clairs qui résultent de ces nouveaux modes de fixation : le rouge Congo colore très difficilement le cytoplasme de la cellule-mère et prend au contraire très facilement sur le noyau. La structure de celui-ci apparait moins clairement après l'action des réactifs fixateurs mitochondriaux; ce qu'on y

(¹) Nous faisons rentrer dans les éléments de ces structures non seulement les mitochondries, mais aussi tous les granules de dimensions variées qu'on rencontre dans le protoplasme et dont la plupart sont certainement des enclaves. Nous opposons donc la structure « corpusculaire » à la structure ergastoplasmique.

(²) Dans la très intéressante synthèse qui parait pendant que ces pages sont à l'impression, Duesberg (13) insiste sur une considération identique.

voit presque toujours, c'est un gros nucléole central, entouré de massifs irréguliers de chromatine. Très souvent le suc nucléaire lui-même a formé un coagulum plus ou moins fin, si bien que le noyau contraste beaucoup moins avec le cytoplasme qu'après usage des fixateurs ordinaires. *C'est précisément dans ces cas que les mitochondries sont le mieux conservées.* Plusieurs auteurs, entre autres LEWITSKY (12), ont déjà fait la même remarque.

Rappelons qu'en combinant la fixation chromo-osmique avec la fixation formolo-bichromatée, nous avons pu préserver à la fois, dans de bonnes conditions pour la coloration ultérieure, les structures nucléaires et les structures granulaires du cytoplasme, FIG. 9.

Dans le cytoplasme, *deux éléments corpusculaires* s'offrent à notre étude : le *chondriome* et les *enclaves deutoplasmiques;* nous ignorons la nature chimique de celles-ci et nous n'avons fait aucun essai microchimique proprement dit à ce sujet; notons seulement qu'elles se colorent plus ou moins intensément par l'action de l'acide osmique et que de plus elles sont dissoutes par une action prolongée du xylol, ainsi que nous le verrons plus loin. Aussi nous pensons que ce sont des enclaves de nature graisseuse.

C'est d'après l'évolution du deutoplasme que nous diviserons notre exposé; nous étudierons d'abord le cytoplasme du sac embryonnaire durant tout le stade où se produit l'accumulation sans cesse croissante de petits *globules* osmiophiles; nous verrons ensuite ce même cytoplasme, rempli de *boules* deutoplasmiques (¹), résultant de la fusion des globules primitifs et correspondant aux corps et corpuscules paranucléaires décrits plus haut. Nous dirons enfin quelques mots sur la destinée de ces boules, leur transformation et les aspects que prend le cytoplasme après leur disparition.

I. Première étape des formations deutoplasmiques. Apparition et accumulation des « globules ».

Lorsqu'on observe un nucelle très jeune, avant l'apparition de la cellule-mère, on constate, dans chacune de ses cellules, de nombreux chondriocontes, à contours très nets, à extrémités arrondies, souvent renflées et plongeant librement dans le reste du cytoplasme. Ces aspects ont été bien

(¹) Nous réserverons le nom de *globules* aux granules de petites dimensions et le nom de *boules* aux formations plus volumineuses. Cette différence, ainsi marquée, parait assez imprécise ; néanmoins les deux classes de corps sont aisées à distinguer.

représentés par les divers auteurs qui ont étudié les mitochondries végétales (Duesberg et Hoven, Pensa, Guilliermond, Nicolosi, Lewitsky, Forenbacher), et sont maintenant connus de tout le monde.

On les observe d'une façon absolument constante après la fixation par le formol-bichromate. Les objets traités par le Flemming-Meves montrent parfois, au lieu de chondriocontes, une foule de granules ou plutôt de vésicules disséminées dans toutes les cellules. De plus, on y remarque souvent, à côté de ces vésicules mitochondriales colorées en noir par l'hématoxyline, un ou plusieurs gros globules colorés en jaune-brun par l'osmium.

Ce que nous venons de dire est vrai de toutes les cellules du nucelle et par conséquent s'applique aussi à la cellule qui va bientôt devenir la cellule-mère du sac embryonnaire. Elle renferme, comme ses voisines, deux substances bien distinctes, des corpuscules mitochondriaux et des globules osmiophiles. Nous étudierons séparément ces deux constituants.

1. *Mitochondries.* Aussitôt que la cellule-mère commence, par un accroissement plus considérable, à se distinguer de ses voisines, son cytoplasme prend un aspect particulier : alors que les chondriosomes des cellules nucellaires conservent la forme de chondriocontes, le *chondriome de la cellule-mère* ne se montre plus que sous la forme de *granules mitochondriaux* (1), fig. 9, 19, 20, 21, etc. Ces mitochondries sont de dimensions constantes, d'un diamètre un peu inférieur à un μ : après la fixation chromo-osmique, elles sont toujours vésiculaires, fig. 9, 19, 20, 23; après le traitement selon la méthode IV de Regaud, elles sont un peu plus petites et ont toujours la forme de granulations pleines, fig. 21, 22. Elles se colorent soit par l'hématoxyline ferrique, soit par le crystall-violett, mais beaucoup moins intensément que les chondriocontes des cellules nucellaires voisines. La coloration semble souvent plus accentuée sur une partie seulement du pourtour de la vésicule, où se dessine ainsi une sorte de croissant coloré, fig. 19, à droite, fig. 7. Très souvent les vésicules sont isolées; parfois elles sont groupées deux à deux ou disposées en courtes chaînettes ou en petits massifs de 3 à 5, rarement plus. Jamais, comme nous

(1) Notre intention n'est pas de dire que ces vésicules proviennent des chondriocontes qui devaient se trouver dans la cellule-mère avant sa différenciation. Nous nous plaçons au point de vue descriptif et nous appelons provisoirement chondriome tout ce qui se colore par les méthodes, prétendûment spécifiques, des mitochondries, et qui d'autre part ressemble aux formations décrites ailleurs sous ce nom.

le dirons plus loin, elles ne forment de *vrais* chondriomites. Elles sont uniformément réparties dans le protoplasme et il est impossible de distinguer dans ce dernier des zones privilégiées pour le dépôt des mitochondries, FIG. **20**, **21**.

Au fur et à mesure que la cellule s'accroît, il est certain que les corpuscules mitochondriaux se multiplient. En effet, lorsque le cytoplasme a doublé et triplé de volume, il apparaît sensiblement aussi uniformément rempli de vésicules qu'au début. Le nombre de celles-ci a donc augmenté de beaucoup. Mais comment se fait cette multiplication? Est-ce par la bipartition des mitochondries primitives ou n'est-ce pas plutôt par une néoformation? Il nous parait impossible de trancher définitivement la question. Il est vrai que nous voyons parfois certaines vésicules mitochondriales groupées deux par deux. Mais nous ne trouvons jamais d'indice d'un étranglement ou d'une bipartition des vésicules elles-mêmes.

Dans certaines préparations, les granules mitochondriaux se montrent irrégulièrement agglomérés, FIG. **8**; il semble bien qu'il faut voir là une déformation due aux réactifs.

2. *Globules*. Outre les mitochondries ainsi disséminées dans tout le protoplasme, on constate, comme nous l'avons déjà indiqué, la présence d'une substance différente, que l'on ne peut distinguer nettement des mitochondries que dans les préparations fixées par la liqueur chromo-osmique. Celle-ci lui confère une teinte jaune-brun, et, d'autre part, la laisse peu colorable par l'hématoxyline ferrique et le crystall-violett. Dès le début on la retrouve sous forme de massifs irrégulièrement arrondis, FIG. **7**, **19**, homologues sans doute aux gros globules que nous avons signalés dans toutes les cellules du nucelle. Bientôt cette même substance, ou peut-être un succédané, mais se laissant colorer de la même façon par l'osmium, apparait FIG. **9**, **19**, **20**, **24**, sous la forme de globules plus nombreux et plus réguliers : leurs dimensions sont presque toujours supérieures à celles des vésicules mitochondriales; parfois néanmoins c'est le contraire qui se vérifie. Ces globules envahissent peu à peu tout le cytoplasme et s'y agglomèrent en groupements irréguliers, souvent allongés dans un sens, FIG. **9**, **19**, **20**, **24**.

Il était fort intéressant de tâcher d'éliminer cette substance et de comparer les aspects que l'on observe dans le cytoplasme, avant et après l'opération : c'est ce que nous avons fait. La FIG. **24** représente un sac em-

bryonnaire, dont le noyau se prépare au stade leptotène; le cytoplasme renferme de nombreux globules bien conservés. La coupe qui a fourni cette figure provient d'un ovaire qui, après avoir été plongé 24 heures dans la liqueur de FLEMMING (faible), fut traité durant 6 jours par la méthode IV de REGAUD; la préparation fut d'abord montée au baume du Canada, au sortir du xylol et sans aucune coloration autre que celle qui résultait de la fixation. Après que nous eûmes dessiné, à la chambre claire, l'emplacement et la forme des globules, comme le montre la FIG. 24, la préparation fut démontée, passée par le xylol et les alcools et plongée, durant 20 minutes, dans l'eau *oxygénée*, à l'effet d'écarter l'osmium. Après un nouveau séjour *d'une demi-heure* dans le xylol, destiné, dans notre pensée, à dissoudre les matières constitutives des globules, elle fut colorée rapidement à la fuchsine acide; la FIG. 25 représente la même cellule après ces divers traitements. On voit que les globules ont été dissous par le xylol, ce qui tend à les faire considérer comme des corps graisseux. Mais on reconnait très bien les alvéoles cytoplasmiques qui les renfermaient, et grâce au repérage que nous avons établi par la chambre claire, nous pouvons retrouver, dans la FIG. 25, tous les endroits qui sont, dans la FIG. 24, occupés par les globules. Nous avons constaté que les bords des alvéoles qui renfermaient les globules prennent intensément la fuchsine; par exemple, à gauche du noyau, on reconnait aisément la vacuole produite par le plus volumineux des globules de la FIG. 24. — Entre les masses globulaires de la base du sac embryonnaire (partie gauche de la figure), on reconnait très nettement (même dans la préparation non colorée, FIG. 24) des filaments ou des lamelles qui ressemblent aux formations ergastoplasmiques. On ne les trouve que mélangés aux globules eux-mêmes. Nous reviendrons plus tard sur cette expérience.

En dehors des mitochondries vésiculeuses, des globules et des filaments ergastoplasmiques, on ne reconnait aucune structure dans le fond cytoplasmique. Celui-ci apparait sous la forme d'un coagulum assez homogène (parfois sans aucune structure), mais ayant une tendance très accentuée à devenir lamellaire.

C'est tout ce qu'on peut voir, à ce premier stade, sur le matériel traité par les méthodes mitochondriales.

On pourrait faire de nombreux rapprochements entre les aspects que nous venons de décrire dans le sac embryonnaire des Liliacées et ceux qui furent étudiés par de nombreux auteurs dans les cellules sexuelles des animaux. Qu'il nous suffise d'indiquer quelques figures reproduites dans l'im-

portant mémoire de FAURÉ-FRÉMIET : « Sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles. » La fig. XXIX de l'auteur, p. 553, représente un spermatocyte de second ordre chez *Pagurus*, étudié par KOLTZOFF; le cytoplasme renferme deux espèces de granulations bien distinctes : de gros globules peu colorables et des mitochondries disséminées entre eux. Dans les ovocytes de *Pyrrochoris apterus*, on distingue également deux éléments : les mitochondries en chaînettes et les globules vitellins (op. cit., fig. XLIX, p. 566, empruntée à HENNEGUY). C'est surtout dans la fig. 9 de la planche XXII du même ouvrage que la ressemblance nous paraît frappante. Cette figure, dessinée sur le vivant, à l'ultramicroscope, représente un fragment d'ovocyte de *Julus* à chondriome diffus. On y voit, au milieu de mitochondries abondantes mais peu distinctes, des accumulations de granules plus brillants, certainement de nature graisseuse. Il nous faudrait d'ailleurs citer ici tous les ovocytes et spermatocytes où l'on a décrit un chondriome restant diffus dans le cytoplasme et se transformant (?), soit en tout soit en partie, en granulations deutoplasmiques. Nous renvoyons le lecteur à l'ouvrage de FAURÉ-FRÉMIET, pp. 581-592. Ajoutons toutefois que REGAUD, dans l'épithélium séminal du rat, distingue également deux sortes d'éléments : les lipoïdes et les mitochondries et déclare que « vésicules lipoïdes et mitochondries ont une existence réelle et indépendante. » L'existence simultanée et la distinction des deux sortes de formations paraissent incontestables. Ce qui est plus discutable, c'est la relation qui existe entre ces éléments.

3. *Relations entre mitochondries et globules.* Nous réservons cette question pour notre discussion générale; pour le moment, nous voulons simplement établir quelques données qui serviront de base à la discussion. Malheureusement ces données ne pourront nous être fournies que par un seul réactif. Ici encore, en effet, nous constatons que les méthodes employées pour l'étude des mitochondries sont certainement de valeur fort différente. Ainsi *la méthode de* REGAUD nous paraît défectueuse lorsqu'il s'agit de trancher la question de la relation entre mitochondries et globules; en effet, elle ne permet pas de mettre en évidence, d'une façon bien distincte, dans une même cellule, les deux éléments dont il s'agit. La FIG. **21** représente une cellule, fixée par le formol-bichromate de REGAUD, à peu près au même stade que celle de la FIG. **20**, obtenue par la fixation chromo-osmique. Les mitochondries y sont très visibles et ont conservé la forme de granules bien réguliers; mais il est impossible de retrouver, dans la

FIG. 21, l'équivalent des globules que l'on reconnaît si bien dans la FIG. 20. Que sont-ils devenus? De-ci, de-là, dans le cytoplasme, on observe des granules plus gros, déformés, qui ne peuvent correspondre qu'à certains d'entre les globules graisseux. Il se peut aussi qu'un certain nombre des globules se soient fragmentés sous l'action du réactif; PENSA (11) a observé pareille fragmentation dans les chloroplastes soumis, sur le vivant, à l'action du formol-bichromate de REGAUD. D'autre part, nous avons maintes fois constaté, en employant cette méthode, que, lorsque la fixation a été quelque peu défectueuse, l'hématoxyline ne colore presque plus de mitochondries dans le cytoplasme, mais colore intensément des formations volumineuses qui correspondent sans doute à nos globules deutoplasmiques. Dans les FIG. 5 et 6, représentant des sacs embryonnaires de *Tulipa*, assez bien contractés par la fixation, on peut retrouver les différents aspects que prennent ces formations : tantôt on dirait un gros chondrioconte renflé à une extrémité et effilé à l'autre, tantôt une grande vésicule avec une gaine plus ou moins forte, tantôt plusieurs vésicules agglutinées.

Un autre défaut de la méthode de REGAUD au point de vue actuel est qu'elle interdit les colorations électives. On ne peut plus, après fixation par ce procédé, colorer sûrement l'une des deux formations (le chondriome) à l'exclusion de l'autre (les globules).

Bref, il est clair que ce procédé ne peut servir à établir des relations entre mitochondries et globules deutoplasmiques. Les données qu'il fournit peuvent tout au plus indiquer une analogie chimique entre ces deux sortes de formations, mais nullement une parenté génétique.

La fixation au formol concentré présente à peu près les mêmes défauts que la méthode précédente, avec, en outre, le grave inconvénient de vacuoliser le fond du cytoplasme (ces vacuoles correspondent peut-être aux gros globules graisseux non conservés) et d'altérer profondément la forme des mitochondries, FIG. 22.

Il ne nous reste donc plus, pour nous renseigner sur la parenté entre mitochondries et globules graisseux, que le matériel fixé par la liqueur chromo-osmique. Celle-ci nous permet de différencier aisément, dans la même cellule, les deux substances, mitochondriale et globulaire, sous deux teintes nettement caractérisées, ainsi que le montre la FIG. 20.

Nous avons, à ce point de vue, trouvé très instructif d'observer les divers aspects que présente une même coupe, aux étapes successives de la

manipulation qu'elle subit avant d'être montée dans le baume. C'est la coloration produite par l'osmium qui permet ce procédé d'étude sur le matériel chromo-osmique. Nous avons choisi trois moments différents : 1° immédiatement au sortir du xylol, après éloignement de la paraffine; 2° au même moment, mais après l'action d'un réducteur tel que l'acide pyrogallique; 3° après une coloration ultérieure par l'hématoxyline ferrique.

Or, nous avons constaté d'abord que, contrairement aux observations de Fauré-Frémiet, l'action de l'acide pyrogallique ne fait que renforcer la teinte provenant de l'osmium fixateur, mais ne fait déceler aucun élément nouveau. Dans les deux cas, avant comme après l'action de l'acide pyrogallique, les formations teintées sont de toutes dimensions. fig. **26**, depuis les plus petits granules, de diamètre moindre que celui des vésicules mitochondriales, jusqu'aux plus gros globules deutoplasmiques. S'il y a prédominance d'une dimension, ce n'est certes pas la dimension caractéristique des mitochondries qui prédomine, c'est plutôt la dimension maxima des globules. Au contraire, après coloration à l'hématoxyline, fig. **27** (même cellule que celle de la fig. **26**), les vésicules mitochondriales font leur apparition dans le cytoplasme, en grand nombre et sous des teintes qui les distinguent nettement des globules. La comparaison des deux aspects, avant et après coloration, fig. **26** et fig. **27**, est vraiment très instructive. Nous examinerons plus loin les conclusions à tirer de ces données.

II. Stade de la formation des « boules » deutoplasmiques.

a) Deutoplasme.

1. *Évolution générale.* Lorsque débutent les phénomènes de la prophase hétérotypique, des corps assez volumineux, de contours arrondis et d'apparence homogène, s'accumulent peu à peu dans le cytoplasme, fig. **9**, **22**, **23**, **28**. Au début du synapsis, ils sont déjà très nombreux, mais leur nombre paraît maximum vers la fin du synapsis. Il est rare qu'ils se trouvent répartis d'une manière uniforme dans la cellule; parfois, il est vrai, ils entourent le noyau, mais le plus souvent ils sont agglomérés, soit aux deux pôles de la cellule, soit au pôle inférieur seulement. Ces localisations restreintes et ces agglomérations s'observent beaucoup plus fréquemment après fixation par le formol-bichromate. En outre, après l'usage de ce réactif, qui contracte d'autant plus fortement la cellule que les dimensions de celle-ci sont plus grandes, la forme ronde des boules deuto-

plasmiques est rarement conservée; le plus souvent le réactif en fait de gros bâtonnets, courts et à extrémités renflées, qui se colorent intensément par l'hématoxyline. La fixation chromo-osmique conserve la forme arrondie des boules deutoplasmiques, qui montrent alors une teinte jaunâtre très nette. Néanmoins les préparations chromo-osmiques montrent très souvent aussi, FIG. 29, à côté des boules typiques, arrondies et jaunâtres, des formations étirées, analogues à celles que renferme le matériel au formol-bichromate et qui ont pris intensément la couleur noire de l'hématoxyline ferrique. On peut se demander si, de fait, il n'y a pas là deux formations tout à fait distinctes. Dans les œufs de certains animaux, on a déjà été amené à distinguer deux éléments deutoplasmiques différents : ainsi, d'après VAN BAMBEKE (cité par FAURÉ-FRÉMIET, op. cit., p. 602), le vitellus de l'œuf de *Pholcus* est constitué 1° de granulations graisseuses ayant pour origine la désagrégation du Dotterkern (elles sont donc, d'après la conception actuelle, d'origine mitochondriale) et 2° de sphères vitellines d'origine simplement cytoplasmique. Quoi qu'il en soit de l'ovocyte des animaux, nous croyons que, dans le sac embryonnaire des Liliacées, il n'y a pas lieu de distinguer, au stade où nous sommes parvenu, deux éléments dans le deutoplasme. Il nous semble plus naturel d'admettre que les corps étirés et chromatiques de la FIG. 29 sont, eux aussi, des boules, qui doivent leur forme et leur colorabilité à des circonstances spéciales concernant peut-être le mode de pénétration des réactifs. Cette explication s'accorde avec le fait que la présence de ces corps n'est pas constante et que leur abondance est inversement proportionnelle au nombre des boules bien conservées.

2. *Origine et nature de ces boules.* La première question qui se pose au sujet de ces boules deutoplasmiques concerne leur origine. Qu'elles proviennent des globules décrits précédemment, cela parait ne pouvoir être mis en doute; mais représentent-elles ces mêmes globules qui auraient individuellement continué à s'agrandir, ou bien ne sont-elles pas plutôt le résultat de la fusion de plusieurs de ces globules? La FIG. 24 semble indiquer que cette seconde supposition est la vraie. On y voit en effet, à gauche du noyau, une de ces boules de dimensions beaucoup plus grandes que les globules qui l'entourent et qui parait bien provenir de la fusion de quelques globules semblables. Si d'ailleurs il en était autrement, on devrait, semble-t-il, rencontrer de nombreux globules de dimensions intermédiaires.

Enfin, on observe souvent, FIG. 20, 24, 26, des amas non encore circulaires, mais d'aspect muriforme, constitués de globules qui ne sont pas encore complètement fusionnés.

Cette fusion se produit-elle par simple contact? Ou bien est-elle le résultat d'une transformation physique ou chimique de la substance deutoplasmique? La question nous parait insoluble actuellement. En tout cas, il semble que cette fusion peut se produire parfois sous l'action de la fixation.

De plus, cette fusion ne paraît pas du tout constituer un stade nécessaire dans l'évolution du deutoplasme et beaucoup de globules restent probablement toujours isolés. M. et P. Bouin ont déjà émis l'idée que la formation des corps ou corpuscules paranucléaires n'est pas nécessaire à l'évolution du cytoplasme du sac embryonnaire des Liliacées.

Il nous est également impossible de nous prononcer sur la nature chimique de ces boules deutoplasmiques. Répétons simplement qu'elles prennent, sous l'osmium, la même teinte que les globules dont elles dérivent.

Rappelons encore que Ciaccio (12) décrit, dans diverses espèces de cellules végétales, des enclaves lipoïdes qui présentent des caractères de forme et de réactions identiques à ceux de nos boules.

Les boules deutoplasmiques que nous venons d'étudier correspondent certainement aux *corps paranucléaires* décrits par M. et P. Bouin; elles apparaissent au même moment et évoluent de la même façon. L'aspect différent que ces formations présentent dans nos préparations et dans celles de Bouin provient uniquement du mode de fixation. La même remarque s'applique d'ailleurs à un autre travail des auteurs français. Dans les spermatocytes de *Lithobius forficatus*, ils décrivent des corps et corpuscules paranucléaires, d'aspect identique à ceux du sac embryonnaire des Liliacées et qui résulteraient eux aussi d'un enroulement des formations ergastoplasmiques. Or, Fauré-Frémiet ayant repris l'étude du même objet, mais au moyen d'un fixateur différent (Zenker), ne semble pas avoir rencontré des formations ergastoplasmiques initiales qui pourraient donner naissance aux corps ou corpuscules paranucléaires; il est amené, au contraire, à accorder à ceux-ci une origine à peu près identique à celle que nous venons de décrire pour les sphères deutoplasmiques du sac embryonnaire. « Le cytoplasme de ces éléments cellulaires, écrit-il, p. 584, contient un grand nombre de fines

granulations le plus souvent réunies en amas irréguliers ou en chaînettes; quelques-uns de ces amas sont assez volumineux, irréguliers et forment des masses compactes dans lesquelles on ne distingue bientôt plus trace des mitochondries agglomérées qui les ont formées; ce sont là les globules décrits par les frères Bouin. Il semble bien, lorsqu'on examine les coupes de ces spermatocytes, que les mitochondries isolées ou les chondriocontes s'agrègent, puis se transforment en boulettes deutoplasmiques qui sont peut-être des substances de réserve. - La seule différence au point de vue de la formation du deutoplasme entre les spermatocytes du *Lithobius* et le sac embryonnaire que nous étudions, serait donc que chez les premiers, ce sont les mitochondries elles-mêmes qui se transforment directement en boulettes deutoplasmiques; chez le second, au contraire, ce sont de petits globules (provenant peut-être des mitochondries, c'est un point que nous aurons à examiner), qui se fusionnent pour former ces mêmes corps deutoplasmiques.

b) Chondriome.

Dans l'entretemps, le chondriome n'a guère évolué, FIG. **9**, **19**, **23**, **27**; les portions cytoplasmiques laissées libres par l'envahissement graduel du deutoplasme, renferment encore des vésicules assez nombreuses. Leur nombre parait même s'accroitre, tandis que leur diamètre diminue; leur aspect vésiculeux, constant au début, après l'action de la liqueur chromo-osmique, tend à disparaitre dès le synapsis. Des changements de dimensions ont déjà été signalés pour les mitochondries animales. Ainsi, d'après Benda et Duesberg, au moment de l'allongement de la spermatide chez la souris et le rat, - les mitochondries augmentent en nombre et deviennent plus petites - (Fauré-Frémiet, op. cit., p. 558); de même, d'après Fauré-Frémiet, chez le *Pyrrochoris*, - il semble qu'il existe une petite différence de taille entre les mitochondries des spermatogonies et celles des spermatocytes de premier ordre, celles-ci étant plus volumineuses, et sur les préparations traitées par la méthode de Benda, on observe souvent l'aspect sphérulaire - (op. cit., p. 562).

III. Dégénérescence des boules deutoplasmiques.

Les boules deutoplasmiques ne restent pas longtemps homogènes; elles se transforment bientôt en des formations spiraloïdes, FIG. **28** et **29**, assez semblables à celles que nous avons décrites dans le cha-

pitre précédent, mais qui ici apparaissent clairement comme des *enclaves*, plongeant dans le cytoplasme. Ces formations spiraloïdes n'atteignent jamais ici d'aussi grandes dimensions que les formations analogues du matériel ergastoplasmique et leur structure intime se laisse étudier plus facilement.

Disséminées dans tout le cytoplasme, mais abondantes surtout aux deux pôles de la cellule, les boules deutoplasmiques commencent par se gonfler, si bien qu'elles arrivent souvent au contact l'une de l'autre. L'aspect le plus ordinaire qu'elles présentent alors ressemble fort à celui que décrit GUILLIERMOND (08) dans les globoïdes des grains de maïs vers le huitième ou le neuvième jour de germination : « les globoïdes, avant de se dissoudre, subissent un gonflement considérable pendant lequel leur dimension peut augmenter d'environ trois fois leur volume primitif. Dans cette phase, ils présentent alors d'une manière très nette la structure que nous avons décrite précédemment : noyau central ou périphérique très coloré et zones concentriques alternativement claires et sombres ». Les fig. 23, 24, 25, 26, du même auteur représentent ces aspects. Dans les corps que nous étudions, on peut toujours aussi retrouver un « noyau », FIG. 28, 29. Parfois ce noyau semble résulter simplement d'un ratatinement du contenu interne de la boule vers le centre, tandis que sa paroi reste gonflée et conserve la forme sphérique. Plus souvent, le noyau n'a pas cet aspect ratatiné, mais est représenté par un granule bien rond, plus petit que les globules non encore entrés en dissolution, mais, comme eux, se colorant intensément en brun par l'osmium ; généralement ce granule est unique et logé au centre de la « spirale » ; parfois cependant on en trouve plusieurs et accolés chacun à un tour de « spire ». Autour d'eux se trouvent des anneaux moins colorables en nombre variable, limités enfin par une bordure plus dense et plus colorable, FIG. 28 et 29.

Il semble évident que ces aspects morphologiques répondent à un phénomène naturel, à une dissolution de la substance deutoplasmique en relation avec le fonctionnement normal du sac embryonnaire. S'ils étaient dus à l'action des traitements techniques, on devrait les observer dès les stades antérieurs. D'ailleurs c'est un fait que les boules deutoplasmiques disparaissent au cours de l'évolution du sac embryonnaire ; car, au stade final, on n'en trouve plus trace.

Cette interprétation trouve encore un appui précisément dans la

ressemblance frappante entre les formations spiraloïdes dont nous parlons et les images que montrent les globoïdes en dissolution, dans les figures de GUILLIERMOND.

On peut affirmer que ce phénomène de dissolution ne se produit pas dès les premiers stades; mais une fois commencé, il se poursuit à travers tous les stades ultérieurs que nous avons pu étudier, c'est-à-dire jusqu'après la formation des huit noyaux du sac embryonnaire. Néanmoins, à partir du stade pachytène, on ne rencontre plus de formations spiraloïdes aussi volumineuses, elles sont toujours plus petites et renferment moins de zones concentriques. La FIG. 30 représente la division hétérotypique. On y voit dans tout le cytoplasme des traces de corps spiraloïdes. La substance graisseuse ou lipoïde (?) a été éliminée grâce à un long passage de la préparation par le xylol. Aussi, à la place de globules pleins, remarquons-nous de nombreuses vésicules dont les bords sont colorés d'une façon très intense par l'hématoxyline ferrique. Ces vésicules sont surtout abondantes aux deux pôles du fuseau et à la périphérie cellulaire. Cette accumulation à la périphérie a lieu chaque fois que le réactif a contracté la cellule, comme c'est le cas pour celle que nous avons dessinée. Dans beaucoup de cellules ainsi contractées, les globules périphériques se sont agglutinés et donnent naissance à des images de chrondriocontes.

Les - globules - deutoplasmiques restent très abondants jusqu'à la fin de l'évolution du sac embryonnaire. La FIG. 31 nous montre une coupe de gamétophyte (qui n'a subi aucune contraction) au stade de quatre noyaux; les globules y sont de toutes dimensions; entre eux apparaissent des vésicules plus ou moins déformées et étirées. Lorsqu'on observe toutes les coupes du même gamétophyte, on constate : 1° qu'il renferme très peu d'aspects spiraloïdes (c'est plutôt une exception); 2° que les globules deutoplasmiques sont surtout nombreux autour des noyaux.

Pendant que le deutoplasme évolue de la façon que nous venons de dire, le *chondriome* semble poursuivre la marche que nous l'avons vu adopter au stade précédent : les petites vésicules disparaissent pour faire place à des granules dont le diamètre est de moitié moindre, FIG. 31 [1]. Ceux-ci sont très abondants et remplissent pour ainsi dire tout le reste du cytoplasme.

[1] Les FIG. 30 et 31 ont été un peu réduites dans la reproduction.

En terminant ce chapitre, disons un dernier mot au sujet de la fixation. Pour l'étude des derniers stades, c'est la liqueur chromo-osmique sans aucune trace d'acide acétique que nous avons exclusivement employée ; le formol-bichromate contracte trop la cellule pour en permettre une étude bien sûre.

Dans sa note toute récente, GUILLIERMOND (12) décrit quelques résultats obtenus par l'emploi de cette dernière liqueur sur le sac embryonnaire du *Lilium* Il étudie celui-ci à partir du moment où il renferme quatre noyaux et il observe, autour de chaque noyau, une zone épaisse et *confuse* de mitochondries enchevêtrées, en même temps que d'autres mitochondries beaucoup plus éparpillées dans le reste du cytoplasme. Ces mitochondries apparaissent sous forme de granules ou de courts chondriocontes. Après tout ce que nous venons de dire, on est en droit de se demander si, dans cette zone épaisse et confuse qui entoure les noyaux, il ne faut pas voir un mélange de chondriosomes et de corps deutoplasmiques. Il suffit de comparer la description de l'auteur avec les aspects de notre FIG. **31**, dans laquelle les deux paquets de corps deutoplasmiques situés à droite marquent justement l'emplacement de deux des quatre noyaux, pour comprendre que la zone épaisse et confuse de mitochondries que GUILLIERMOND observe autour du noyau, doit renfermer une bonne part de globules. D'ailleurs l'auteur lui-même remarque, au stade des huit noyaux, « un grand nombre de grains sphériques, ovoïdes ou fusiformes, beaucoup plus gros que les mitochondries, mais se colorant de la même manière » ([1]).

Nous résumons ici *les faits* que nous ont révélés les méthodes mitochondriales et qui serviront de base à notre discussion générale.

1. Les réactifs mitochondriaux montrent dans le sac embryonnaire des Liliacées deux catégories de formations : 1° des corpuscules, soit pleins (méthode de REGAUD principalement), soit vésiculaires (méthode de BENDA), qui présentent tous les caractères morphologiques des mitochondries animales ; ces corpuscules apparaissent aussi après simple fixation au formol concentré ; 2° des formations nettement deutoplasmiques, peut-être de nature graisseuse ou lipoïde.

2. Les « mitochondries » se retrouvent à tous les stades et leur nombre augmente certainement au fur et à mesure que se développe et s'accroît

([1]) C'est aussi ce que GUILLIERMOND décrit dans son mémoire *in extenso*.

le sac embryonnaire. Leurs dimensions varient notablement du début à la fin de ce développement. Elles se présentent toujours sous la forme de vésicules ou de granules pleins. Nous n'observons ni chondriocontes, ni vrais chondriomites à aucun stade de l'évolution du sac.

3. Les corps deutoplasmiques apparaissent d'abord sous la forme de petits corpuscules osmiophiles. Ils demeurent teintés en bistre après l'action exclusive du réactif fixateur; si on éloigne l'osmium par l'eau oxygénée et si on soumet la préparation aux dissolvants des graisses, ces corpuscules disparaissent en laissant comme traces des vésicules de toutes dimensions à parois très colorables. Plus tard ces globules font place à des boules plus volumineuses, qui peuvent s'agglomérer en amas. Les boules elles-mêmes disparaissent graduellement par une sorte de dissolution, en donnant lieu à des formations transitoires d'aspect spiraloïde.

DISCUSSION GÉNÉRALE.

Nos recherches concernant le cytoplasme du sac embryonnaire des Liliacées semblent aboutir à des résultats absolument contradictoires. Après l'action des fixateurs ordinaires, nous avons obtenu des *structures filamenteuses-lamellaires;* après l'action des fixateurs - mitochondriaux -, le même cytoplasme ne montre plus, principalement du moins, que *des granules et des corpuscules divers*. Que penser donc de chacune de ces deux structures et comment les concilier, voilà les questions que nous avons enfin à résoudre. Avouons tout de suite que, pendant les trois années que nous avons consacrées sans relâche à l'étude de ces questions, notre esprit a passé par toutes sortes d'hypothèses et par toutes les alternatives de clarté et d'obscurité; les interprétations que nous allons exposer doivent garder un caractère provisoire et appellent le contrôle de nouvelles observations.

A. Corps deutoplasmiques.

Il paraît clair que les formations auxquelles nous avons donné ce nom le méritent en effet. Nous les voyons, dans les préparations - mitochondriales -, prendre un développement de plus en plus considérable au fur et à mesure que le sac embryonnaire grandit et s'avance dans la prophase de la première cinèse (la cinèse méiotique), atteindre leur apogée aux environs des stades pachytène et strepsitène, pour se dissoudre ensuite graduellement, du moins en partie, dans le cytoplasme. Ce sont là des allures d'enclaves nourricières.

B. Mitochondries.

Voici maintenant une question plus délicate : quelle est la nature des vésicules et granules que nous avons appelés mitochondries? Méritent-ils ce nom dans le sens que beaucoup d'auteurs tendent à lui accorder?

Les mitochondries, d'après FAURÉ-FRÉMIET, doivent être caractérisées non seulement par leur nature chimique, mais aussi par leur morphologie : « De toute manière, écrit l'auteur, p. 625, et quand bien même nous aurions quelque certitude sur la nature chimique des mitochondries, il serait encore impossible de donner de ces éléments une définition purement chimique, car les éléments deutoplasmiques qui résultent de leurs transformations et bien d'autres inclusions cytoplasmiques peut-être [1] sont constitués par les mêmes corps. » La notion morphologique de mitochondrie ne peut donc pas être négligée. La nature chimique des mitochondries doit être caractérisée par les procédés de fixation et de coloration. Et de fait il existe une certaine analogie entre les diverses méthodes qui permettent de mettre ces éléments en évidence. Notons toutefois plusieurs contradictions dans les procédés préconisés par les différents auteurs; car elles sont de nature à justifier certains doutes au sujet de la parenté chimique des diverses formations rangées actuellement parmi les mitochondries et au sujet de la prétendue spécificité des méthodes mitochondriales.

Déjà REGAUD a constaté qu'un procédé donné ne colore pas toutes les mitochondries. D'après la diversité des méthodes employées, ce sont les mitochondries de telle ou telle partie de l'épithélium séminal qui se colorent seules à l'exclusion de celles des autres tissus (REGAUD, p. 243-248.) Ensuite la plupart des auteurs sont d'accord pour prétendre que l'acide acétique ne peut être employé qu'en très faible proportion. REGAUD a trouvé que la présence de 0,5 % suffit à détruire les mitochondries glandulaires. Or, E. FAURÉ-FRÉMIET, A. MAYER et G. SCHÆFFER exposant la méthode spéciale de BENDA, disent que le mélange de FLEMMING non modifié peut être employé sans grand inconvénient. Et de fait M. le Professeur GRÉGOIRE a obtenu des mitochondries typiques dans des racines fixées par le FLEMMING fort. Nous avons fait la même constatation au sujet des grains de pollen du

---

[1] FAURÉ-FRÉMIET renvoie ici à MULON (10). Cet auteur a appliqué la méthode complète de BENDA sur la couche corticale séminale du Cobaye et il en tire quelques conclusions intéressantes. En effet, cette méthode colore toutes les structures où les autres méthodes décèlent des acides gras; parfois le cytoplasme tout entier est coloré; parfois des filaments et des lamelles seuls prennent le crystall-violett; parfois enfin la méthode colore des mitochondries typiques.

Galtonia. Enfin Regaud lui-même colore les mitochondries des spermies du rat après avoir fixé les pièces dans un mélange renfermant 4 % d'acide acétique.

Presque tous les auteurs aussi rangent l'alcool absolu parmi les pires destructeurs des mitochondries. Et pourtant tout récemment Forenbacher (11) s'en servait avec succès pour étudier la transformation des chondriosomes en chromatophores.

Les avis sont encore bien plus partagés au sujet de la valeur spécifique des procédés de coloration. Ainsi, en ce qui concerne la durée du mordançage ferrique et les conditions où il faut le pratiquer, Regaud se déclare en désaccord avec Benda. D'autre part, ce dernier auteur semble attacher une très grande importance à la coloration et n'accorde pleine confiance qu'à sa méthode au crystall-violett. Or, nous avons vu dans une note de la page précédente, que, d'après Mulon, cette coloration prend partout où il y a acide gras. Dans les tissus végétaux, nous avons constaté que c'est sur les *spirales des vaisseaux* qu'elle se fixe le plus intensément et avec le plus de constance. Inversement, le crystall-violett ne colore parfois que très faiblement les mitochondries. Ceci d'ailleurs a été déjà noté par Fauré-Frémiet, p. 607 : au jugement de cet auteur, ce que Lams a pris, dans les ovocytes de *Rana* pour des mitochondries, ce sont des globules graisseux, colorés en violet foncé; au stade dont il s'agit, les mitochondries ne se colorent, d'après Fauré-Frémiet, que très faiblement.

Aussi de plus en plus les auteurs admettent le principe énoncé par Regaud et Mawas : « En ce qui concerne les grains de ségrégation, comme en ce qui concerne les chondriosomes, les procédés de coloration importent peu, tandis que la fixation préalable importe beaucoup. » Quoi qu'il en soit de ces divergences, qu'on tente d'expliquer d'ailleurs en distinguant plusieurs « espèces » de mitochondries ou en en appelant à leur variabilité au cours des diverses phases de leur évolution, les auteurs français que nous avons cités en dernier lieu pensent avoir établi qu'il entre dans la composition du chondriome un corps se rattachant aux acides gras. Étant donné qu'après élimination de ce corps gras, il demeure un substratum se colorant comme le reste du cytoplasme, Regaud et Mawas concluent que les chondriosomes représentent, au point de vue chimique, un complexe d'albumine et de lipoïde.

Tout ce que nous avons dit jusqu'ici concerne la définition « microchimique » des mitochondries ou plutôt leur caractérisation à l'aide des procé-

dés de la technique microscopique. Passons maintenant aux *caractères morphologiques des mitochondries*. Ceux-ci, avons-nous vu, doivent servir aussi à définir le chondriome. D'après FAURÉ-FRÉMIET, les granulations mitochondriales sont reconnaissables à ce que, contrairement à d'autres corpuscules, elles constituent un élément constant de la cellule et à ce que, dans les conditions normales, elles présentent une certaine uniformité de taille et presque de nombre dans un élément cellulaire déterminé. De plus, et c'est ici un caractère essentiel admis universellement, ces granulations sont caractérisées par leur tendance à se disposer en files. Il y aurait alors une sorte de critérium, quant à la nature morphologique des mitochondries, dans la réversibilité de leurs transformations dont le cycle serait celui-ci : chondriosomes-chondriomites-chondriocontes-chondriomites-chondriosomes (FAURÉ-FRÉMIET, p. 625). Certains auteurs voudraient en outre faire entrer dans la définition des mitochondries une note relative à leur « fonction ». Voici, par exemple, celle que préconise CHAMPY : ce sont « des granulations susceptibles de se grouper en filaments granuleux ou lisses et vice versa » et « susceptibles de se transformer en des grains, plastes et en général en les formations morphologiques et chimiques les plus variées ». Enfin les partisans de la vraie théorie mitochondriale admettent que les mitochondries sont des éléments autonomes qui se multiplient *par bipartition*.

Examinons maintenant, par l'application de ces divers critériums, si les formations que nous avons décrites au cours de ce travail sous le nom de chondriome, correspondent aux autres formations de même nom étudiées surtout chez les animaux et si elles possèdent la valeur qu'on accorde à ces dernières : en d'autres termes, il nous faut rechercher si ces formations représentent des éléments constitutifs du protoplasme lui-même ou si elles doivent, elles aussi, rentrer dans la catégorie des corps deutoplasmiques.

Nous ne nous sommes guère occupé de microchimie dans notre étude; néanmoins, le fait que les granules du sac embryonnaire ne se laissent mettre en évidence que par les méthodes reconnues communément comme les seules aptes à conserver et colorer les mitochondries dans les animaux et les végétaux, nous autorise à les ranger parmi celles-ci au point de vue microchimique. Nous pouvons même ajouter qu'elles rentrent dans le type mitochondrial classique, puisqu'une très faible proportion d'acide acétique suffit à les détruire. Elles se rapprochent d'ailleurs très fort des mitochondries des ovocytes chez les animaux, puisque, comme celles-ci, elles se colorent assez faiblement. Une seule divergence existe entre elles et les

mitochondries animales. Celles-ci, en effet, d'après Fauré-Frémiet, peuvent être mises en évidence à l'aide de la méthode à l'osmium réduit; les vésicules du sac embryonnaire, au contraire, n'apparaissent pas après ce traitement. Nous ignorons la cause de cette anomalie.

Au point de vue morphologique, la ressemblance est également très grande; nous retrouvons, à tous les stades que nous avons étudiés, de nombreux petits granules ou vésicules, de taille assez uniforme, un peu inférieure à 1 μ, et disséminés avec une abondance presque égale dans tout le cytoplasme. Nous avons vu aussi que, après la fixation chromo-osmique, ces corpuscules présentent une forme vésiculaire, tandis qu'après le formol-bichromate, on ne retrouve que des granules pleins.

Ce sont bien là des caractères morphologiques analogues à ceux des mitochondries animales. Seulement en établissant cette ressemblance, nous n'avons pas encore tranché la question de la *valeur* de nos mitochondries. Car les caractères que nous venons de mentionner pourraient tout aussi bien s'appliquer à de simples enclaves. Il faut nous adresser à d'autres critériums. La première chose qui serait de nature à faire attribuer à nos vésicules une valeur spécifique, ce serait la constance de leurs *dimensions*. Malheureusement nous savons que si, à un même stade du développement cytoplasmique, elles sont toutes de dimensions semblables, cela n'est plus vrai lorsqu'on les compare aux divers stades de l'évolution du sac. A partir du synapsis, en effet, le chondriome est représenté dans le cytoplasme que nous étudions, non plus par des vésicules d'un diamètre d'un μ à peu près, mais par des granules pleins, même après la fixation chromo-osmique, et devenus beaucoup plus abondants.

Un fait analogue a d'ailleurs été constaté pour certaines mitochondries animales. Si, d'une part, cette ressemblance milite en faveur de l'identité des deux formations, il faut reconnaitre, d'autre part, qu'elle constitue une certaine difficulté. Une relation d'origine entre les vésicules du début et les petits granules qui leur succèdent, peut paraitre assez douteuse.

Voyons ensuite si nos vésicules manifestent ce cycle morphologique que Fauré-Frémiet considère comme l'un des caractères des vraies mitochondries. En d'autres termes, avons-nous observé, dans le cytoplasme du sac embryonnaire, des chondriocontes ou des chondriomites et avons-nous assisté à la genèse de ceux-ci aux dépens des granules mitochondriaux, et, inversement, avons-nous vu des filaments lisses ou granuleux se décomposer en granules libres? Disons tout de suite que nous avons, en effet,

rencontré assez souvent des *chondriomites* apparents, c'est-à-dire quelques vésicules alignées en série, FIG. 21 et 22. Mais il nous a toujours paru évident que ces alignements ne résultaient pas d'une propriété active des granules eux-mêmes, mais qu'ils trouvaient leur explication tout simplement dans la structure fondamentale du protoplasme, naturelle ou artificielle. En effet, dans les portions où les vésicules sont alignées, on décèle facilement une charpente fondamentale sur laquelle sont logées les vésicules elles-mêmes. C'est ce qui explique que souvent elles sont disposées suivant les travées d'un réseau et que souvent aussi elles bordent une zone arrondie ou ovale de cytoplasme plus dense. D'ailleurs elles sont tout aussi souvent agglomérées en massifs irréguliers qu'alignées en série.

Les *chondriocontes* sont beaucoup plus rares; nous en avons distingué de deux sortes. Avant toute différenciation de la future cellule-mère, celle-ci renferme comme ses voisines de beaux chondriocontes bien lisses et à extrémités bien nettes. Aussitôt que la cellule-mère est distincte des cellules voisines, on n'y voit plus que des vésicules. Le point essentiel est donc de savoir si celles-ci viennent de la fragmentation des chondriocontes du stade précédent; c'est aussi le point le plus obscur. Jamais nous n'avons pu saisir cette fragmentation sur le fait. De plus, ces vésicules se colorent beaucoup moins intensément que les chondriocontes; nous ne pouvons donc pas affirmer qu'elles en dérivent. En tout cas, ce qui nous paraît établi, c'est que durant tout le développement ultérieur du sac embryonnaire et durant toute sa segmentation, ces granules ou vésicules ne reconstitueront jamais plus de filaments lisses ou chondriocontes. En effet, les formations qui apparaissent à partir du synapsis et qui prennent parfois la forme de chondriocontes, courts, trapus, renflés aux deux bouts, sont des corps deutoplasmiques plus ou moins altérés et ne proviennent évidemment pas de granules mitochondriaux mis bout à bout. Il arrive, il est vrai, dans des cas très isolés, que ceux-ci s'agglutinent, mais ce phénomène se produit d'une façon très irrégulière et manifestement sous l'influence du réactif.

Bref, nous pouvons affirmer qu'à partir de la toute première différenciation de la cellule-mère jusqu'à la formation des huit noyaux dans le sac embryonnaire, le chondriome reste constamment sous forme de granules isolés et disséminés dans tout le cytoplasme. Il est donc impossible de lui appliquer le critérium d'une évolution régulière, exigé par plusieurs auteurs, pour établir la vraie nature mitochondriale d'une formation.

Restent enfin les *deux critériums les plus importants :* la multiplication

des mitochondries exclusivement par bipartition et leur intervention, à titre d'éléments actifs, dans le fonctionnement protoplasmique.

Touchant le premier point, rappelons que nous n'avons jamais observé d'images montrant clairement la bipartition de nos « mitochondries ». Mais nous n'insistons pas plus qu'il n'est légitime sur cette donnée négative. Nous serions en meilleure position si les autres objets qu'on a étudiés à ce point de vue montraient des aspects indubitables de mitochondries en bipartition. Mais il faut bien reconnaitre que tel n'est pas le cas et que l'axiome « omne chondriosoma e chondriosomate » ne représente, même ailleurs, qu'une hypothèse.

Une chose qui parait claire concernant l'origine des mitochondries, c'est qu'elles ne proviennent pas du noyau : jamais elles ne manifestent de relation spéciale avec celui-ci et, d'autre part, les colorations par le crystall-violett ou bien par l'hématoxyline après fixation par la méthode de Regaud, indiquent que la substance « mitochondriale » est différente des substances nucléaires.

Touchant le second point, c'est-à-dire l'intervention *active* des mitochondries dans le fonctionnement protoplasmique, on pourrait d'abord les considérer comme appelées à fournir les enclaves deutoplasmiques. A « fournir » disons-nous; il vaudrait mieux dire « à produire », car les vésicules mitochondriales pourraient se transformer en corps deutoplasmiques sans qu'il soit nécessaire, de ce chef, de leur accorder une importance primordiale : elles pourraient en effet ne représenter qu'une première ébauche de ces enclaves et être donc elle-mêmes des enclaves; ce qu'il importe de savoir, c'est si elles jouent *un rôle* dans l'*élaboration* des corps deutoplasmiques. Et ici encore nous devons avouer notre impuissance à apporter une solution.

Le fait même d'une relation quelconque entre mitochondries et globules osmiophiles demeure incertain. Si l'on s'en tenait aux préparations fixées par le Regaud, fig. 21, ou fixées par le formol, fig. 22, on pourrait trouver des transitions entre mitochondries et enclaves, colorées les unes et les autres en noir par l'hématoxyline; mais les préparations aux liqueurs chromo-osmiques, fig. 9, 19, 20, 23, montrent des différences de coloration assez marquées entre les globules, même les plus petits, et les vésicules. On pourrait, il est vrai, admettre que celles-ci, dès le moment de leur évolution en enclaves, pourraient brusquement subir une modification chimique qui leur donnerait de nouvelles allures réactionnelles. Il n'empêche que ce

point des relations entre mitochondries et enclaves doit ici demeurer en suspens.

Mais supposons que des relations existent. Il resterait à montrer qu'il s'agit d'une élaboration, et on pourrait concevoir celle-ci de deux façons : d'abord en considérant la mitochondrie à la façon des chloroplastes qui persistent durant l'élaboration de l'amidon et se dégagent à nouveau lorsque l'amidon se dissout. Nous avons à plusieurs reprises dissous dans nos préparations les globules « graisseux » en les soumettant à une action prolongée du xylol, v. p. 404, FIG. 25. Il reste alors, aux points occupés précédemment par les globules, une alvéole dont la paroi, colorable par l'hématoxyline, pourrait, dans l'hypothèse que nous discutons, représenter la mitochondrie persistante. Or, dans ces préparations, il est arrivé plusieurs fois que les vésicules mitochondriales qui existaient certainement en dehors des enclaves graisseuses, ou bien ne se coloraient pas par l'hématoxyline, ou bien prenaient une teinte différente de celle des parois laissées par les enclaves. Ces parois ne paraissent donc pas pouvoir représenter des mitochondries.

Une seconde manière de concevoir le rôle élaborant des mitochondries serait d'admettre qu'elles sont incorporées dans l'enclave qu'elles ont produite, ainsi que cela est admis par HOVEN (12) pour le pancréas. Mais cette hypothèse nous paraît tout à fait invérifiable et nous ajouterons que l'interprétation de HOVEN, d'après laquelle « les chondriocontes élaborent véritablement les graisses au moyen des substances nutritives qui leur sont fournies par le protoplasme environnant », cette interprétation, disons-nous, n'est qu'affirmée par l'auteur, qui n'essaie nulle part de la prouver.

Nous ne savons donc pas si, dans le sac embryonnaire, les mitochondries jouent un rôle dans l'élaboration des enclaves ou même possèdent des relations avec celles-ci (¹).

Il est vrai que, par le fait même, nous ne savons pas non plus si les mitochondries possèdent la valeur de corps deutoplasmiques et par conséquent, de ce chef, rien ne s'opposerait à les considérer comme des éléments cytoplasmiques fondamentaux.

Ce que nous venons de dire concernant « l'utilisation » des vésicules mitochondriales ne se rapporte qu'au développement du sac embryonnaire lui-même. Mais ne pourrait-on pas, avec GUILLIERMOND, considérer ces vé-

(¹) Dans son grand mémoire récent, GUILLIERMOND énonce cette hypothèse que les corpuscules deutoplasmiques du sac embryonnaire proviennent des mitochondries, mais il n'en apporte aucune démonstration.

sicules comme les ébauches des leucoplastes et des chloroplastes qui se différencieront plus tard dans l'embryon? Nos recherches n'ont pas pu s'étendre jusqu'à ce stade et par conséquent nous n'avons, au sujet de cette hypothèse, aucune donnée positive. Mais en tenant compte des observations des divers auteurs qui ont étudié l'origine des leucoplastes et des chloroplastes, nous ne voyons aucune difficulté à admettre que nos mitochondries auront cette destinée. Toutefois, nous n'irions pas jusqu'à conclure qu il y a deux stades dans l'évolution des chromatophores : le stade mitochondrie et le stade plaste. Car, à notre avis, rien ne démontre jusqu'ici que les - mitochondries - végétales ne méritent pas, dès leur stade le plus précoce, le nom de leucoplastes (v. Schmidt, 11).

En résumé, nous observons, dans le sac embryonnaire, des granules abondants qui, par leurs allures à l'égard des procédés techniques et par certains de leurs caractères morphologiques, ressemblent considérablement aux mitochondries classiques. Cependant, il est impossible de dire s'ils représentent un élément constitutif essentiel du protoplasme ou s'ils n'ont d'autre valeur que celle d'une enclave spéciale, différente des corps deutoplasmiques - graisseux -. Rien ne prouve qu'ils soient les agents de la production du deutoplasme lui-même ni qu'ils ne se multiplient que par bipartition. Peut-être sont-ils les ébauches des plastides de l'embryon futur.

C. Ergastoplasme.

Plusieurs données fondamentales, qu'ont établies nos recherches, dominent toute la discussion.

1. Les structures ergastoplasmiques sont non pas filamenteuses, mais *lamellaires*. La divergence qui existe, sur ce point, entre notre description et celle des frères Bouin, provient, pensons-nous, de ce que ces auteurs ont poussé trop loin la différenciation régressive de leurs coupes et n'ont plus observé que des filaments là où se trouvent des lamelles. Peut-être aussi leurs instruments d'observation n'ont-ils pas été assez parfaits.

2. Les préparations mitochondriales montrent clairement, outre les chondriosomes, des globules et des boules qui ne peuvent avoir d'autre valeur que celle d'enclaves deutoplasmiques et qui sont certainement des éléments naturels du protoplasme.

3. Les globules et boules deutoplasmiques que contient, à un stade avancé de son évolution, le sac embryonnaire, correspondent, en une cer-

taine mesure, aux formations spiraloïdes que révèlent les préparations ergastoplasmiques. Cela résulte de ce que, même dans le matériel mitochondrial, les enclaves prennent, par suite probablement de leur dissolution graduelle, des aspects spiraloïdes. D'autre part, même dans le matériel ergastoplasmique, on observe assez souvent que les formations spiraloïdes, ou leurs équivalents, se présentent comme des enclaves plongeant dans le protoplasme, FIG. 6, 11, 13, 14, 15. La comparaison de la FIG. 13 avec les FIG. 19, 23, 28, 29, nous paraît assez probante. — Cela est confirmé par la ressemblance frappante que manifestent nos formations spiraloïdes, FIG. 13, avec les figures de dissolution de globoïdes que représente GUILLIERMOND (08).

4. Les préparations ergastoplasmiques ne montrent pas, dans les stades initiaux de l'évolution du sac embryonnaire, les globules deutoplasmiques que les coupes mitochondriales contiennent en grande abondance. Inversement, ces dernières préparations ne renferment pas d'ergastoplasme typique.

Ces données vont nous permettre de *tenter* une interprétation des phénomènes. Nous trouvons profit à considérer d'abord les formations spiraloïdes des stades avancés et seulement ensuite les dispositions ergastoplasmiques du début.

1. *Formations spiraloïdes.*

Le rapprochement que nous venons de faire entre ces dispositions et les corps deutoplasmiques soulève plusieurs questions.

Les FIG. 27, 28, 29 (matériel mitochondrial), montrent que les enclaves peuvent prendre, en elles-mêmes, la structure spiraloïde, celle-ci résultant d'une sorte de creusement de la substance même des enclaves.

Faut-il admettre que les formations spiraloïdes ergastoplasmiques ont précisément la même valeur, ou bien faut-il penser qu'elles résulteraient d'une vacuolisation se produisant, tout autour d'une enclave en dissolution, dans le protoplasme et donnant lieu à la production, au sein du protoplasme lui-même, de lamelles plus ou moins emboîtées. La question est malaisée à résoudre en présence des aspects contradictoires. Les corps spiraloïdes de la FIG. 13 semblent correspondre purement et simplement à des enclaves creusées, comme s'ils étaient précisément l'équivalent des enclaves en dissolution que l'on observe dans la partie droite de la FIG. 29. D'autre part, certains aspects de cette dernière figure elle-même (vers la gauche) comme de la FIG. 6 et de la FIG. 4 paraissent mieux s'expliquer si on admet que le

corps deutoplasmique se dissout sur son pourtour en voie centripète et provoque par là la formation d'une couronne de vacuoles dans le protoplasme. On comprendrait aussi de cette manière que la dissolution des enclaves laisse souvent subsister un « noyau » au sein de la structure spiraloïde, FIG. 17, cette figure représentant ainsi un stade plus avancé des phénomènes dont la FIG. 6 montre le début.

Il est plus légitime, à notre avis, de n'accorder de préférence exclusive à aucune de ces deux interprétations et de les admettre toutes deux, en ajoutant même que les deux sortes de phénomènes, creusement de l'enclave et vacuolisation du protoplasme, peuvent coopérer. Enfin, des formations spiraloïdes pourraient résulter de la dissolution d'un amas de globules deutoplasmiques, laissant dans le protoplasme une agglomération de petites vacuoles, ainsi que nous l'avons observé à propos des FIG. 24 et 25. En tout cas, et ceci est l'essentiel, la comparaison entre les aspects des préparations mitochondriales et ceux des préparations ergastoplasmiques établit nettement que les dispositions spiraloïdes des premières sont le résultat d'une dissolution des enclaves protoplasmiques et qu'*elles ne représentent donc pas l'aboutissement d'une évolution subie par des structures préexistantes du protoplasme*. Entre autres, on ne peut y voir, avec BOUIN, le résultat d'un pelotonnement de filaments ergastoplasmiques, précédemment épars dans le protoplasme. — Il n'est pas moins clair par là que les formations spiraloïdes ne proviennent pas de l'altération des mitochondries. Celles-ci, d'ailleurs persistent inaltérées dans des préparations qui montrent les enclaves en train d'acquérir l'aspect spiraloïde, FIG. 27, 28, 29.

Nous avons parlé jusque maintenant d'une dissolution des enclaves. Que ce phénomène se produise naturellement, cela nous paraît certain, puisque, dans les préparations mitochondriales, on ne trouve plus de boules deutoplasmiques à partir d'un certain moment de l'évolution du sac. Mais faut-il penser que les figures spiraloïdes des préparations ergastoplasmiques proviennent elles aussi d'une dissolution naturelle des enclaves ou bien faut-il y voir, en même temps, un effet des réactifs qui gonfleraient, dissoudraient et altèreraient les enclaves? Cette seconde interprétation nous semble bien plus probable. D'abord les figures spiraloïdes apparaissent dans les préparations ergastoplasmiques à un stade bien plus précoce que celui où les enclaves entrent en dissolution dans le matériel mitochondrial. D'autre part, nous n'observons jamais, dans le matériel ergastoplasmique, les formes d'enclaves que montrent, par exemple, les FIG. 9, 19, 20.

23, et qui, par comparaison avec les enclaves authentiques connues dans de nombreux objets, apparaissent comme les aspects naturels de ces productions. De même, les « globules » deutoplasmiques qui sont si nets dans le matériel mitochondrial ont disparu, comme tels, des préparations ergastoplasmiques. Tout cela montre que les réactifs « ordinaires » tendent à dissoudre les matières deutoplasmiques. C'est probablement l'acide acétique qu'ils renferment qui est responsable de cette altération.

En résumé, les formations ergastoplasmiques spiraloïdes représentent des enclaves plus ou moins altérées et dissoutes par les réactifs, entourées probablement parfois de vacuoles, creusées dans le protoplasme, par le fait même de cette dissolution.

2. *Structures ergastoplasmiques du début.*

Il est plus difficile d'interpréter les formations ergastoplasmiques qui précèdent les masses spiraloïdes.

L'hypothèse de Strasburger (p. 369) nous semble inadmissible. Si les lamelles ergastoplasmiques, fig. 2*bis*, 3, 3*bis*, 10, 11, devaient leur colorabilité au dépôt d'une substance issue du *nucléole*, on devrait observer une diminution de celui-ci, ce que nous ne constatons pas; en outre, la répartition des aspects ergastoplasmiques devrait, au début du moins, affecter des relations de voisinage avec le noyau; or, nous l'avons fait remarquer, ces structures apparaissent, dès le début, en n'importe quelle région du protoplasme, fig. 3; encore, on ne comprendrait pas pourquoi la substance nucléolaire irait ainsi se déposer de préférence sur certaines lamelles seulement du protoplasme; enfin, ce que nous dirons plus loin sur les relations entre les structures ergastoplasmiques et les corps deutoplasmiques montrera qu'il y a ici autre chose qu'un dépôt de substance nucléolaire.

Pour des raisons analogues, nous ne pouvons admettre non plus que la chromaticité des lamelles ergastoplasmiques soit due à une émigration, hors du noyau, d'une certaine quantité de substance chromatique. Il est clair d'abord que les structures ergastoplasmiques ne correspondent pas à des véritables chromidies. Nous n'avons constaté aucune figure qui montrât des matières chromatiques figurées en train de s'échapper du noyau. La teneur de ce dernier en substance chromatique ne paraît d'ailleurs pas décroître, du moins au moment où apparaissent les premières formations ergastoplasmiques. Enfin celles-ci, qui sont d'ailleurs lamellaires et non filamenteuses, apparaissent sans relation précise avec le noyau. Que maintenant

le noyau fournisse au protoplasme une matière chromatique dissoute qui se déposerait sur des lamelles cytoplasmiques, cela est évidemment moins facile à infirmer comme aussi d'ailleurs à prouver! Néanmoins, la localisation indifférente des premières formations ergastoplasmiques, comme aussi leur relation, que nous établirons bientôt, avec les globules deutoplasmiques, nous convainquent qu'elles ne doivent pas leur chromaticité à de la substance nucléaire.

Nemec (10) admet avec Strasburger que l'ergastoplasme ne constitue pas un système spécial de fibrilles implantées dans la charpente réticulo-alvéolaire du cytoplasme, mais provient simplement d'un étirement de cette dernière. D'autre part, pour expliquer cet étirement, il ne croit pas nécessaire de recourir à une diffusion de substance. Certaines expériences lui ont prouvé que la formation de nucléoles extra-nucléaires est liée au ralentissement ou à l'arrêt des courants plasmatiques. La formation de fibrilles ergastoplasmiques correspondrait donc à des courants intenses dans le plasma, et les corps arrondis qui apparaissent ensuite résulteraient du ralentissement des mouvements du cytoplasme. Cette explication du savant professeur de Prague, le lecteur l'aura compris, n'est pas applicable aux formations ergastoplasmiques des stades avancés, car elles correspondent certainement à des enclaves deutoplasmiques. En ce qui concerne, d'autre part, les structures initiales, cette interprétation est, de prime abord, assez séduisante. Néanmoins, nous verrons qu'il est impossible de ne pas admettre une correspondance entre ergastoplasme et enclaves et, par conséquent, l'hypothèse de Nemec demeure insuffisante, même pour les stades du début.

Les interprétations de Bouin, de Strasburger et de Nemec supposent que les dispositions ergastoplasmiques sont complètement naturelles. Nous avons nous-même pensé quelque temps qu'on pouvait les interpréter dans cette hypothèse. Les lamelles ergastoplasmiques primitives nous apparaissaient comme dues à l'agrandissement des alvéoles ou vacuoles protoplasmiques. Leur colorabilité proviendrait, pensions-nous, du dépôt sur les membranules alvéolaires ou vacuolaires de certaines substances élaborées dans les cavités elles-mêmes et destinées à devenir les enclaves deutoplasmiques. Nous interprétions les aspects spiraloïdes comme résultant d'un ramassement des structures ergastoplasmiques primitives.

Cette interprétation n'occupa notre esprit qu'aussi longtemps que notre examen porta exclusivement sur du matériel fixé par les méthodes ergastoplasmiques. Mais lorsque l'étude comparée des préparations mitochondriales

et des préparations ergastoplasmiques nous eut convaincu que les formations ergastoplasmiques spiraloïdes doivent s'expliquer par la dissolution et l'altération d'enclaves, il nous parut qu'il fallait chercher dans une voie analogue l'explication des formations ergastoplasmiques primitives. En d'autres termes, il nous sembla que ces structures proviennent, en partie du moins, d'une altération de certaines inclusions protoplasmiques.

L'ergastoplasme, en effet, n'apparaît clairement que lorsque, au contraire, les mitochondries et les corps deutoplasmiques ne se montrent pas. On pourrait penser que les deux méthodes qui aboutissent à ces résultats différents doivent se compléter et que toutes deux fournissent des renseignements vrais mais partiels : les méthodes ergastoplasmiques seraient inaptes à mettre en évidence les mitochondries et les corpuscules deutoplasmiques, mais, en revanche, les méthodes mitochondriales seraient incapables de révéler l'ergastoplasme, non moins naturel cependant que les mitochondries et le deutoplasme. Mais nous pensons que cette interprétation n'est pas admissible et que, si l'ergastoplasme initial n'apparaît qu'à l'aide de certaines méthodes, c'est que celles-ci altèrent les inclusions. Nous avons déjà vu, en effet, que les dispositions spiraloïdes ont bien certainement cette origine. Or, d'une part, on ne peut méconnaître les ressemblances qui existent entre l'ergastoplasme du début et les masses spiraloïdes des stades ultérieurs, et, d'autre part, les globules initiaux ne sont évidemment pas autre chose que l'ébauche des enclaves définitives. Ce parallélisme nous paraît indiquer clairement que l'ergastoplasme du début doit présenter avec les globules deutoplasmiques initiaux une relation analogue à celle qui unit les corps deutoplasmiques ultérieurs aux masses ergastoplasmiques spiraloïdes. L'ergastoplasme du début aurait donc, lui aussi, une origine artificielle, du moins en partie.

Cela est confirmé par ce fait que la structure ergastoplasmique apparaît dans les parties centrales des objets fixés, là où la fixation, plus tardive, est en même temps moins régulière, parce que les constituants divers des solutions fixatrices composées possèdent des pouvoirs de pénétration différents.

Cette hypothèse rend encore facilement compte de certaines de nos constatations. Considérons, par exemple, la FIG. 9. Le matériel d'où elle est tirée, avait d'abord été soumis au FLEMMING ordinaire pendant 24 heures, puis plongé dans le REGAUD pendant plusieurs jours. On retrouve dans la cellule les trois sortes d'éléments que nous étudions : des mitochondries, des corps deutoplasmiques et outre cela un peu d'ergastoplasme. Or, cela

s'explique assez naturellement, semble-t-il, en admettant que le réactif mitochondrial est intervenu à temps pour sauvegarder les mitochondries et les corps deutoplasmiques, du moins en partie, mais que le réactif ordinaire avait déjà entraîné la formation d'un peu d'ergastoplasme.

La même explication vaut pour la FIG. 24, prise d'un matériel qui avait passé par ces mêmes traitements.

Nous venons de mettre l'ergastoplasme en relation avec les globules deutoplasmiques. Ne pourrait-on pas l'attribuer en partie du moins à une altération des chondriosomes? Lui donner, avec certains auteurs, cette origine unique, cela est impossible, pour la raison simple que l'ergastoplasme est lamellaire et ne peut donc pas provenir uniquement de chondriocontes altérés et encore moins de mitochondries. Il faudrait, pour expliquer complètement l'ergastoplasme par les chondriosomes, admettre que la substance mitochondriale plus ou moins gonflée et altérée se répand sur une structure lamellaire qu'elle rendrait chromatique, mais qui, à son tour, réclamerait une explication. Sous cette forme, l'hypothèse n'est pas inadmissible et il se peut que certaines lamelles ergastoplasmiques reconnaissent cette origine. Nous pensons néanmoins, et précisément pour la raison indiquée plus haut, que ce sont plutôt les globules deutoplasmiques qui entrent ici en jeu.

Les derniers doutes qui nous restaient à ce sujet ont été levés par une étude des cellules du tapis, où nous avons observé, comme nous le publierons bientôt, des images beaucoup plus claires.

On pourrait cependant nous faire une objection : les corps deutoplasmiques des étapes avancées donnent naissance, d'après nous, sous l'influence des réactifs ergastoplasmiques, à des dispositions spiraloïdes; comment alors expliquerait-on que les globules du début ne donnent pas, eux aussi, des corps spiraloïdes, bien que de dimensions moindres? Cette objection n'est pas décisive; il n'est pas seulement probable, mais, au contraire, il semble certain que les premiers globules osmiophiles ne sont pas d'une nature chimique identique à celle des globules et des boules des stades ultérieurs : la preuve en est en ce que ces derniers éléments sont, dans une certaine mesure, sauvegardés par les réactifs ergastoplasmiques, ce qui n'arrive pas pour les globules initiaux. Il est donc compréhensible que les figures d'altération de ceux-ci ne concordent pas parfaitement avec les aspects de dissolution des éléments définitifs. Aussi lorsque nous rattachons les formes spiraloïdes aux corps deutoplasmiques de la fin et les

aspects ergastoplasmiques primitifs aux globules du début, la distinction que nous établissons ainsi parmi les corpuscules deutoplasmiques ne vise pas seulement les dimensions de ceux-ci, mais leur nature à la fois morphologique et chimique.

Comment faut-il donc se représenter la formation de l'ergastoplasme aux dépens des globules deutoplasmiques?

Nous nous retrouvons d'abord devant une question plusieurs fois déjà rencontrée : une transformation des globules pourrait-elle amener la formation d'ergastoplasme *lamellaire?* Cela se passe probablement, nous l'avons vu, lorsque ces globules donnent lieu à des formations spiraloïdes, mais cela pourrait-il se comprendre lorsqu'il s'agit d'un ergastoplasme analogue à celui de nos FIG. 2*bis*, 3, 10, 11?

Nous verrons, en étudiant le tapis de l'anthère, que certaines enclaves, en éclatant, pour ainsi dire, sous le réactif, donnent origine à des lamelles, par une sorte d'étalement de la substance deutoplasmique. Il est probable que, les formes arrondies en anses de certaines lamelles ergastoplasmiques pourraient trouver leur explication dans un phénomène de ce genre. Mais nous pensons que le plus souvent les structures ergastoplasmiques, surtout lorsqu'elles forment de véritables plages vacuolaires, FIG. 2*bis* à gauche, FIG. 3 à gauche, FIG. 10, 11, 12 sont composées d'une organisation du fond protoplasmique dans laquelle se trouvent incorporées les substances deutoplasmiques. On pourrait se représenter par exemple que celles-ci ont produit des sortes de figures myéliniques, qui ont été saisies dans la structure du protoplasme fondamental (¹).

Il resterait donc à déterminer la signification de la structure lamellaire elle-même. Est-elle due à l'action des réactifs ou bien représente-t-elle une disposition vacuolaire ou alvéolaire naturelle du protoplasme? Nous ne saurions le dire : nous avons déjà insisté sur la grande difficulté que l'on rencontre à étudier, sur le vivant, le protoplasme du sac embryonnaire. En tout cas, une chose nous paraît certaine et elle est ici fondamentale, c'est que, même si elle est naturelle, la structure cytoplasmique dont il s'agit ne se révèle pas, par ses épaississements et sa colorabilité, comme une portion spécialement active du protoplasme, comme du protoplasme

(¹) Les figures myéliniques sont, par elles-mêmes, filamenteuses et non lamellaires (LEHMANN, 08, fig. 24, 25). — Le lecteur ne manquera pas d'être frappé aussi par la ressemblance de certaines de nos figures avec les images de cristaux liquides (LEHMANN, 08, fig. 33, 34, 35). Il s'agit encore, dans ce dernier cas, de filaments et non de lamelles.

supérieur ou de l'ergastoplasme. Les caractères spéciaux qu'elle présente lui viennent d'une altération des enclaves deutoplasmiques, dont la substance lui devient incorporée.

Tout ce que nous venons de dire laisse intacte la question de la structure primitive du protoplasme. Nous n'avons même pas ici à envisager cette question. Car, en supposant parfaitement naturelles les structures que nous montrent les réactifs ergastoplasmiques, il resterait à voir si ces structures sont primitives ou si elles-mêmes ne sont pas déjà une « différenciation cytoplasmique ». Et cette question est tout à fait en dehors du cadre du présent travail.

CONCLUSIONS.

1. Dans une étude des structures cytoplasmiques, il est de toute nécessité de recourir à un examen comparatif des résultats obtenus par diverses méthodes de fixation et de tenir compte des circonstances variées dans lesquelles celles-ci peuvent être employées.

2. Les méthodes « mitochondriales » mettent en évidence, dans le sac embryonnaire, à tous les instants de son évolution, des corpuscules dont les caractères morphologiques et les allures à l'égard des réactifs correspondent à ce que l'on considère généralement comme spécifique des mitochondries. Néanmoins, nous ne trouvons aucune image qui montrerait leur multiplication par bipartition et rien ne prouve qu'ils entrent en jeu dans l'élaboration du deutoplasme. Nous ne pouvons décider si ces corpuscules sont une forme spéciale de deutoplasme, ou bien s'ils représentent l'état « embryonnaire » des plastes, ou enfin s'ils ont la valeur d'éléments constitutifs du protoplasme.

Les chondriosomes du sac embryonnaire de *Fritillaria* et *Tulipa* n'existent qu'à l'état de mitochondries, apparaissant vésiculeuses après traitement par la liqueur chromo-osmique et pleines après emploi de la méthode de Regaud; on ne trouve ni chondriocontes ni vrais chondriomites.

Ces éléments sont d'origine cytoplasmique et non d'origine nucléaire.

3. Ces mêmes méthodes mitochondriales préservent, dans le cytoplasme, des corps deutoplasmiques abondants. D'abord sous forme de « globules » assez petits, ils apparaissent plus tard comme des corps plus volumineux que nous avons appelés les « boules » deutoplasmiques. Leur colo-

rabilité par l'osmium de liqueurs chromo-osmiques tend à les faire considérer comme des matières grasses. Après le stade pachytène ou le stade strepsitène, les boules se dissolvent dans le cytoplasme.

4. Les méthodes « ordinaires », celles que l'on emploie le plus souvent en cytologie, ne conservent pas les mitochondries du sac embryonnaire et ne montrent pas non plus, sous leur forme naturelle, les enclaves deutoplasmiques. Les « globules » primitifs sont même complètement absents des préparations ainsi obtenues.

5. Les formations « ergastoplasmiques » n'apparaissent nettement que dans les préparations qui ne montrent ni mitochondries ni corps deutoplasmiques. Elles sont toujours lamellaires.

Aux environs des stades pachytène et strepsitène, elles apparaissent sous forme de masses spiraloïdes. Celles-ci sont un résultat d'une altération et d'une dissolution partielle, que les réactifs font subir aux enclaves deutoplasmiques de cette période et ne sont pas l'aboutissement d'une évolution subie par des structures du protoplasme.

L'ergastoplasme du début apparaît sous la forme de lamelles assez épaisses et chromatiques diversement orientées, sans localisation préférée, isolées ou rattachées les unes aux autres. Elles résultent, principalement du moins, d'une altération des globules deutoplasmiques, dont les débris paraissent incorporés dans une structure lamellaire du protoplasme. En tout cas, l'« ergastoplasme » n'est à aucun moment une structure spécialement active du protoplasme. Ce n'est pas un « protoplasme supérieur ».

LISTE BIBLIOGRAPHIQUE.

(05) *Beer :* On the development of the pollen grain and anther of some Onagraceæ; Beih. z. Botan. Centralbl., XIX.

(97) *Benda :* Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugetier-spermatozoen; Verh. d. phys. Ges zu Berlin.

(98) » Ueber die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten; Verh. d. phys. Ges. zu Berlin.

(02) » Die Mitochondria; Erg. der An. und Entw., XII.

(12) » Mitochondria (Färbung der); Encyklopädie der mikrosk. Technik, Berlin.

(98) *Blackman :* On the cytological features of fertilization and related phenomena in *Pinus sylvestris;* Transact. R. Soc., Vol CXC.

(11) *Bonnet :* Ergastoplasme et mitochondries chez les végétaux; C. R. Soc. Hist. Natur. Toulouse, I, févr. 1911.

(11) » L'ergastoplasme chez les végétaux. Anat. Anzeiger, XXXIX.

(11) » Recherches sur l'évolution des cellules nourricières du pollen chez les Angiospermes; Archiv für Zellforschung, Bd. VII, H. 4.

(11) *Bonnet-Vigier :* A propos de l'ergastoplasme; Anat. Anzeiger, XL.

(98) *Bouin, M. et P. :* Sur la présence de formations ergastoplasmiques dans l'oocyte d'*Asterina;* Bibl. Anat., VI.

(98) » Sur la présence de filaments particuliers dans le protoplasme de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées; Bibl. Anat., VI.

(99) » Sur le développement de la cellule-mère du sac embryonnaire des Liliacées et en particulier sur l'évolution des formations ergastoplasmiques; Arch. d'Anat., VI.

(99) » Sur la présence et l'évolution des formations ergastoplasmiques dans les cellules séminales de *Lithobius forficatus;* Bibl. Anat., VI.

(05) *Bouin, P.* : Ergastoplasme et mitochondria; Arch. Zool. expérim. et générale, III.

(05) *Bouin, M. et P.* : Ergastoplasme et mitochondria dans les cellules glandulaires séreuses; C. R. de la Soc. de Biologie, LVIII, p. 916.

(99) *Chamberlain* : Oogenesis in *Pinus Laricio*, with remarks on fertilization and embryology; Botanic. Gazette, XXVII.

(10) *Ciaccio, C.* : Contributo alla distribuzione ed alla fisiopatologia cellulare dei lipoidi; Archiv f. Zellf., V.

(09) *Coker* : On the Gametophytes and embryo of *Taxodium*; Botanic. Gazette, XXXVI.

(04) » On the spores of certain Coniferæ; Botanic. Gazette, XXXVIII.

(03) *Caulter and Chamberlain* : Morphology of Angiosperms; New-York.

(97) *Coulter and Schaffner* : Contribution of the life history of *Lilium philadelphicum*; Bot. Gaz., XXIII.

(07) *Derschau (von)* : Ueber Analogien pflanzlicher und tierischer Zell-Strukturen; Beih. z. botan. Centralbl., XXII.

(95) *Dixon* : On the chromosomes of *Lilium longiflorum*; Proceedings of the R. Irish Acad., Ser. III, vol. III.

(10) *Duesberg* : Les chondriosomes des cellules embryonnaires du Poulet et leur rôle dans la genèse des myofibrilles avec quelques observations sur le développement des fibres musculaires striées; Arch. f. Zellforschung, IV.

(12) *Duesberg* : Plastosomen, « apparato reticolare interno » und Chromidialapparat; Ergebn. d. Anat. und Entw., XX.

(10) *Duesberg et Hoven* : Observations sur la structure du protoplasme des cellules végétales; Anat. Anz., XXXVI.

(10) *Fauré-Frémiet* : Étude sur les mitochondries des Protozoaires et des cellules sexuelles; Arch. d'Anat. microsc., XI.

(10) *Fauré-Frémiet, Mayer, A., et Schaeffer, G.* : Sur la microchimie des corps gras; application à l'étude des mitochondries; Arch. d'Anat. microsc., XII.

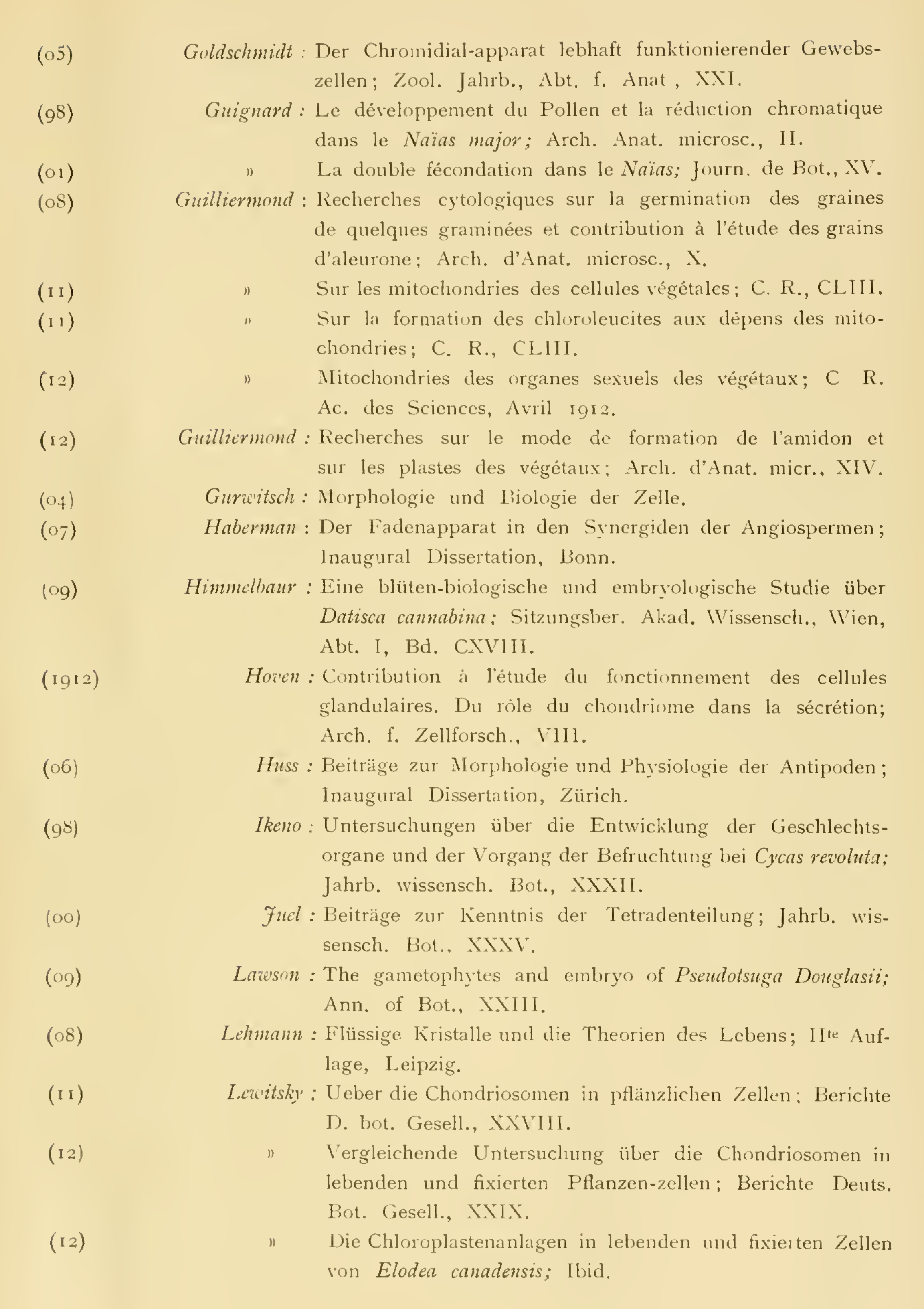
(99) *Fischer, A.* : Fixierung, Färbung und Bau des Protoplasmas; Jena.

(12) *Forenbacher* : Die Chondriosomen als Chromatophorenbildner; Ber. d. Bot. Ges., XXIX.

(07) *Garnier* : Les « filaments basaux » des cellules glandulaires; Bibliog. anat., nº 6.

(00) » Du rôle de l'ergastoplasme dans la sécrétion; Journal Anatomie et Physiol., XXXVI.

(07) *Gates* : Pollen development in Hybrids of *Oenothera lata* × *O. Lamarckiana* and its relation to mutation; Botan. Gazette, XLIII.



(05) *Goldschmidt* : Der Chromidial-apparat lebhaft funktionierender Gewebszellen; Zool. Jahrb., Abt. f. Anat , XXI.

(98) *Guignard* : Le développement du Pollen et la réduction chromatique dans le *Naïas major;* Arch. Anat. microsc., II.

(01) » La double fécondation dans le *Naïas;* Journ. de Bot., XV.

(08) *Guilliermond* : Recherches cytologiques sur la germination des graines de quelques graminées et contribution à l'étude des grains d'aleurone; Arch. d'Anat. microsc., X.

(11) » Sur les mitochondries des cellules végétales; C. R., CLIII.

(11) » Sur la formation des chloroleucites aux dépens des mitochondries; C. R., CLIII.

(12) » Mitochondries des organes sexuels des végétaux; C R. Ac. des Sciences, Avril 1912.

(12) *Guilliermond* : Recherches sur le mode de formation de l'amidon et sur les plastes des végétaux; Arch. d'Anat. micr., XIV.

(04) *Gurwitsch* : Morphologie und Biologie der Zelle.

(07) *Haberman* : Der Fadenapparat in den Synergiden der Angiospermen; Inaugural Dissertation, Bonn.

(09) *Himmelbaur* : Eine blüten-biologische und embryologische Studie über *Datisca cannabina;* Sitzungsber. Akad. Wissensch., Wien, Abt. I, Bd. CXVIII.

(1912) *Hoven* : Contribution à l'étude du fonctionnement des cellules glandulaires. Du rôle du chondriome dans la sécrétion; Arch. f. Zellforsch., VIII.

(06) *Huss* : Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Antipoden; Inaugural Dissertation, Zürich.

(98) *Ikeno* : Untersuchungen über die Entwicklung der Geschlechtsorgane und der Vorgang der Befruchtung bei *Cycas revoluta;* Jahrb. wissensch. Bot., XXXII.

(00) *Juel* : Beiträge zur Kenntnis der Tetradenteilung; Jahrb. wissensch. Bot., XXXV.

(09) *Lawson* : The gametophytes and embryo of *Pseudotsuga Douglasii;* Ann. of Bot., XXIII.

(08) *Lehmann* : Flüssige Kristalle und die Theorien des Lebens; II[te] Auflage, Leipzig.

(11) *Lewitsky* : Ueber die Chondriosomen in pflänzlichen Zellen; Berichte D. bot. Gesell., XXVIII.

(12) » Vergleichende Untersuchung über die Chondriosomen in lebenden und fixierten Pflanzen-zellen; Berichte Deuts. Bot. Gesell., XXIX.

(12) » Die Chloroplastenanlagen in lebenden und fixierten Zellen von *Elodea canadensis;* Ibid.

(03) *Loisel :* Essai sur la technique microchimique comparative de la lécithine et des graisses neutres ; C. R. Soc. Biologie, 1903.

(10) *Lundegard :* Ein Beitrag zur Kritik zweier Vererbungshypothesen. Ueber Protoplasma-strukturen in den Wurzelmeristemzellen von *Vicia Faba ;* Jahrb. wiss. Bot., XLVIII.

(00) *Mathews :* The changes in structure of the pancreas cell ; Journal of Morphology, V, n° 15, supplement.

(04) *Meves :* Ueber das Vorkommen von Mitochondrien bezw. Chondriomiten in Pflanzenzellen ; Ber. D. bot. Gesell., XXII.

(08) » Die Chondriosomen als Träger erblicher Anlagen. Cytologische Studien am Hühnerembryo ; Arch. f mikr Anat., LXXII.

(08) *Meves et Duesberg :* Die Spermatocytenteilungen bei der Hornisse *(Vespa crabro) ;* Arch f. mikr. Anat., LXXI.

(97) *Mottier :* Ueber das Verhalten der Kerne bei der Entwicklung des Embryosackes und die Vorgänge bei der Befruchtung ; Jahr. wiss. Bot., XXX.

(10) *Mulon :* La méthode des mitochondries (de Benda) appliquée à la corticale surrénale du Cobaye ; C. R. Soc. Biologie LXVIII.

(00) *Murrill :* The Development of the archegonium and fertilization in the hemlock spruce *(Tsuga Canadensis) ;* Ann. of Bot., XIV.

(09) *Nawaschin :* Ueber das selbständige Bewegungsvermögen der Spermakerne bei einigen Angiospermen ; Oesterr. bot. Zeitsch., 1909, n° 12

(10) *Nemec :* Das Problem der Befruchtungsvorgänge und andere zytologische Fragen ; Berlin.

(10) *Nicolosi-Roncati :* Formazioni mitochondriali negli elementi sessuali maschili dell' *Helleborus foetidus :* Bull. Orto Botanico, Napoli, II.

(07) *Noren* Zur Entwicklungsgeschichte des *Juniperus communis ;* Uppsala Univ. Arsskrift Matem. och Naturvetenskap., I.

(10) *Pensa, A. :* Alcune formazioni endo-cellulari dei vegetali ; Anat. Anz., XXXVII.

(11) » Ancora di alcune formazioni endo-cellulari dei vegetali ; Anat. Anz., XXXIX.

(12) » Osservazioni di morfologia e biologia cellulare nei vegetali (mitocondri, cloroplasti) ; Arch. f. Zellf., VIII.

(99) *Prenant :* Sur le protoplasme supérieur (archoplasme-kinoplasme-ergastoplasme). Étude critique ; Journ Anat et Physiol., XXXV.

(10) » Les mitochondries et l'ergastoplasme ; Journ. Anat. et Physiol., XLVI.

(08) *Prowazek* : Das Lecithin und seine biologische Bedeutung; Biol. Centralbl., XXVIII.
(10) *Regaud* : Études sur la structure des tubes séminifères et sur la spermatogénèse chez les mammifères; Arch. d'Anat. microsc., XI.
(09) *Regaud et Mawas* : Sur la structure du protoplasme (ergastoplasme, mitochondries, grains de ségrégation) dans les cellules séro-zymogènes des acini et dans les cellules des canaux sécréteurs de quelques glandes salivaires de Mammifères; C. R. Assoc. Anatomistes, Nancy, 1909.
(04) *Robertson* : Spore formation in *Torreya california*; The New Phytologist, III.
(97) *Schniewind-Thies* : Beiträge zur Kenntnis der Septalnektarien; Jena.
(10) » Die Reduktion der Chromosomenzahl und die ihr folgenden Kernteilungen in den Embryosackmutterzellen der Angiospermen; Jena.
(06) *Smirnow (von)* : Ueber die Mitochondrien und den Golgischen Bildungen analoge Strukturen in einigen Zellen von *Hyacinthus orientalis*; Anat. Hefte, XXXII.
(10) *Souèges* : Sur la présence du protoplasme supérieur (ergastoplasme) dans les antipodes des Renonculacées; Bull. Soc. Bot. de France, LXII.
(98) *Strasburger* : Ueber Befruchtung und Zellteilung; Jena.
(04) » Anlage des Embryosackes und Prothaliumbildung bei der Eibe, nebst anschliessenden Erörterungen; Festschrift 70. Geburtstage E. Haeckel, Jena.
(08) » Chromosomenzahlen, Plasmastrukturen, Vererbungsträger und Reduktionsteilung; Jahrb. wiss. Bot., XLV.
(06) *Tischler* : Ueber die Entwicklung des Pollens und der Tapetenzellen bei Ribes-Hybriden; Jahr. wiss. Bot., XLII.
(09) *Vandendries* : Contribution à l'histoire du développement des Crucifères; La Cellule, XXV.

EXPLICATION DES PLANCHES.

---

*Toutes nos figures ont été dessinées à l'aide de la chambre claire d'*Abbe. *Nous nous sommes servi de l'objectif apoc.* Zeiss *1,30, 2 mm. et des oculaires 6, 8, 12 ou 18 en lumière artificielle tamisée par une solution d'oxalate de cuivre. Notre microscope était muni d'un condensateur holoscopique de* Watson. *Le pupitre à dessiner se trouvait à la hauteur de la platine du microscope.*

Sauf indication contraire, après la fixation aux mélanges chromo-osmiques, les cellules représentées dans les planches I et II (à l'exception des FIG. **7**, **8**, **9**) *ont subi l'action de* H_2O_2 *avant la coloration à l'hématoxyline ferrique; les cellules dessinées dans les planches III et IV, au contraire, ainsi que les cellules que représentent les* FIG. **7**, **8**, **9**, *ont été colorées immédiatement sans passage par l'eau oxygénée.*

PLANCHE I.

FIG. **1**. *Lil. croc.* Flemming fort (24 h.) Hémat. ferrique. Ergastoplasme commençant. Fig. 1*a* : Oc. 18; fig. 1*b* : Oc 6.

FIG. **2**. *Lil. croc.* Flemming fort (24 h.). Hémat. ferrique. Sommet d'un ovule : cellule-mère bien distincte des cellules voisines. Ergastoplasme commençant. Oc. 8.

FIG. **2**^bis^. *Lil. croc.* Flemming fort (24 h.). Hémat. ferrique Ergastoplasme plus abondant. Oc. 18.

FIG. **3**. *Lil. croc.* Flemming fort (24 h.). Hémat. ferrique. Fortes lamelles ergastoplasmiques. Oc. 18.

FIG. **3**^bis^. *Lil. croc.* Flemming fort (24 h.). Hémat ferrique. Anses ergastoplasmiques abondantes. Oc. 18.

FIG. **4**. *Lil. martagon.* Flemming (2 j.). Hémat. ferrique. Origine de l'ergastoplasme aux dépens d'enclaves Oc. 8.

FIG. **5** et **5**^bis^. *Tulipa gesneriana.* Fixation et coloration selon la méthode IV de Regaud. Boules deutoplasmiques. Oc. 8.

FIG. **6**. *Lil. croc.* Flemming-Benda (2 j.). Bleu de méthylène. Masses spiraloïdes. Oc. 18.

FIG. **7.** *Frit. imp.* Chromo-osmique sans ac. acét. (6 j.) Hémat. ferrique. Vésicules mitochondriales déformées et courts « chondriomites ». Oc. 8.

FIG. **8.** *Frit. imp.* Chromo-osm. sans acét. (6 j.). Hémat. fer. Vésicules mitochondriales agglutinées. Oc. 8.

FIG **9** *Frit. imp.* Fixation au FLEMMING faible de BONN (12 h.), suivie du traitement selon la méth IV de REGAUD (6 j.). Hémat. ferrique. Vésicules mitochondriales; boules deutoplasmiques; lamelles ergastoplasmiques. Oc. 8.

PLANCHE II.

FIG. **10.** *Lil. croc.* FLEMMING fort (24 h.). Hémat. ferrique. Lamelles ergastoplasmiques abondantes et parallèles. Oc. 8.

FIG. **11.** *Lil croc* FLEMMING fort (24 h.). Hémat. ferrique. « Corps paranucléaire » (grande masse spiraloïde). Oc. 12.

FIG. **12.** *Lil croc* FLEMMING fort (24 h.). Hémat. ferrique. Masses spiraloïdes alvéolisées. Oc. 8.

FIG **13.** *Lil croc.* FLEMMING fort (24 h.). Hémat. ferrique. Masses spiraloïdes plus foncées Protoplasme filamenteux. Oc. 8.

FIG. **14.** *Lil martagon.* BOUIN (24 h.). Hémat. ferrique. Très décolorée. Boules altérées. Oc. 8

FIG **15.** *Lil. martagon.* BOUIN (24 h.). Hémat. ferrique. Lamelles ergastoplasmiques abondantes en connexion avec des boules. Oc. 8.

FIG. **16.** *Lil. croc.* FLEMMING-MEVES (2 j.). Hémat. ferrique. Vésicules « graisseuses », vésicules mitochondriales (?) et restes de boules spiralées. Oc. 12.

FIG. **17.** *Lil. croc.* FLEMMING fort (24 h.). Hémat. ferrique. Masses spiraloïdes et globules « graisseux » (action insuffisante de H_2O_2). Oc. 8.

FIG. **18.** *Lil. croc.* FLEMMING-MEVES. Coloration à l'alizarine et au crystallviolett (celui-ci a presque entièrement disparu) Nombreuses vésicules. Oc. 6.

PLANCHE III.

FIG. **19.** *Frit imp.* Liqueur chromo-osm. sans ac. acét. (6 j.). Hémat. fer. Vésicules mitoch. et corps deutoplasm. Oc. 6.

FIG. **20.** *Frit. imp.* Chromo-osmique sans ac. acét. (6 j.). Hémat. ferrique. Vésicules mitochondriales et globules bien conservés. Oc. 8.

FIG. **21.** *Frit imp.* Méth. IV de REGAUD. Mitochondries. Oc. 8.

FIG. **22.** *Frit. imp.* Formol commercial 40 %. Hémat. ferrique. Quelques boules. Mitochondries déformées. Oc. 8.

FIG. **23** *Frit imp.* FLEMMING-MEVES (6 j.). Hémat. ferrique. Vésicules mitochondriales. Boules gonflées et entourées de fibrilles. Oc. 8.

FIG. **24**. *Frit. imp.* FLEMMING faible de BONN (12 h.), ensuite méthode IV de REGAUD (6 j.), sans coloration. Globules. Une boule. Oc. 8

FIG. **25**. Même cellule, colorée à la fuchsine acide après passage par H_2O_2 et séjour dans le xylol. Les globules sont remplacés par des alvéoles à pourtour trés coloré. Commencement de structures ergastoplasmiques autour des amas de globules. Oc. 8.

FIG. **26**. *Frit. imp.* Chromo-osmique sans ac. acét. Séjour de 2 h. dans une solution à 10 °/o d'acide pyrogallique Sans coloration. Globules et boules. Oc. 6.

FIG. **27**. Même cellule après coloration à l'hémat. ferrique. Deutoplasme et nombreuses vésicules mitochondriales. Oc. 6.

FIG. **28**. *Frit. imp.* Chromo-osmique sans ac. acét. Séjour de 2 h. dans une solution d'acide pyrogallique. Fuchsine acide. Globules de toutes dimensions. Boules deutoplasmiques en dissolution. Oc. 6.

PLANCHE IV.

FIG. **29**. *Frit. imp.* FLEMMING-MEVES (6 j.). Hémat. ferrique. Boules deutoplasmiques avec « noyau » central. Oc 6.

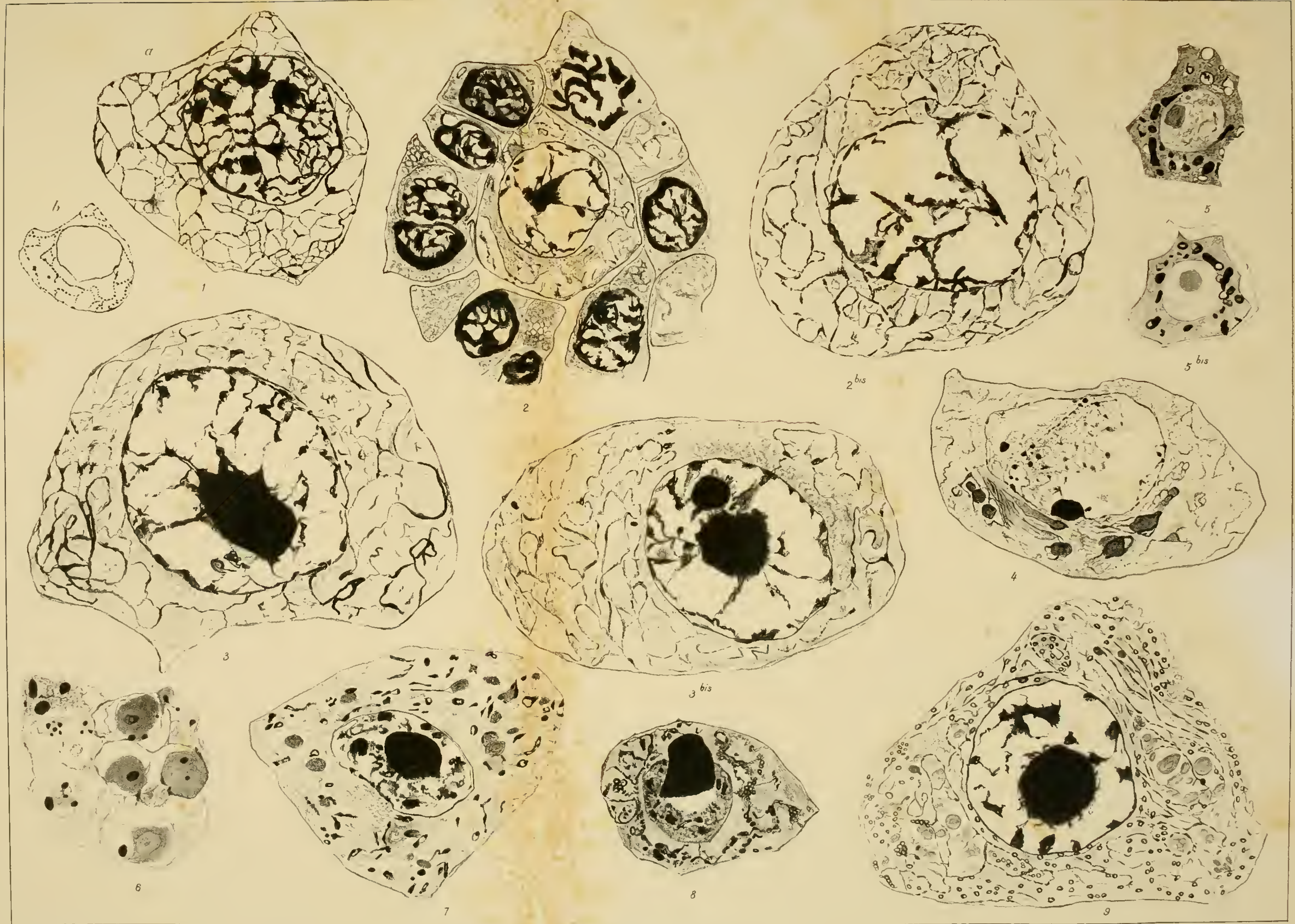
FIG. **30**. *Frit imp.* FLEMMING-MEVES (6 j.). Hémat. ferrique (après action de H_2O_2). Première division. Nombreuses vésicules deutoplasmiques. Quelques granules mitochondriaux (?). Oc. 6.

FIG. **31**. *Frit. imp.* Fixation au FLEMMING-MEVES (3 j.), suivie d'un séjour de 3 semaines dans une solution de bichromate de K à 3 °/o. Gamétophyte à 4 noyaux. Nombreux granules mitochondriaux. Deutoplasme. Oc. 4.

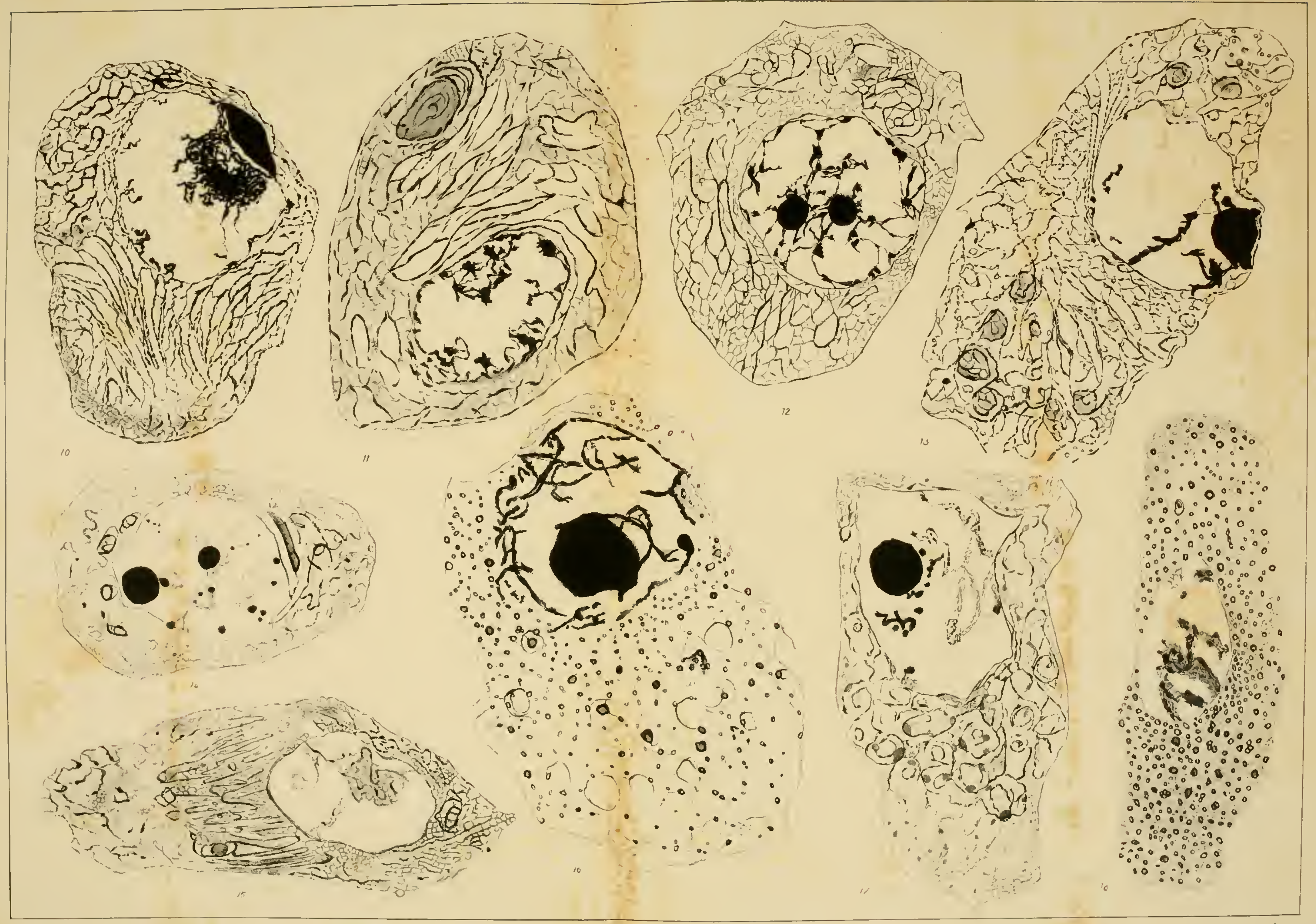
TABLE DES MATIÈRES.

RECHERCHES PERSONNELLES

DISCUSSION GÉNÉRALE.



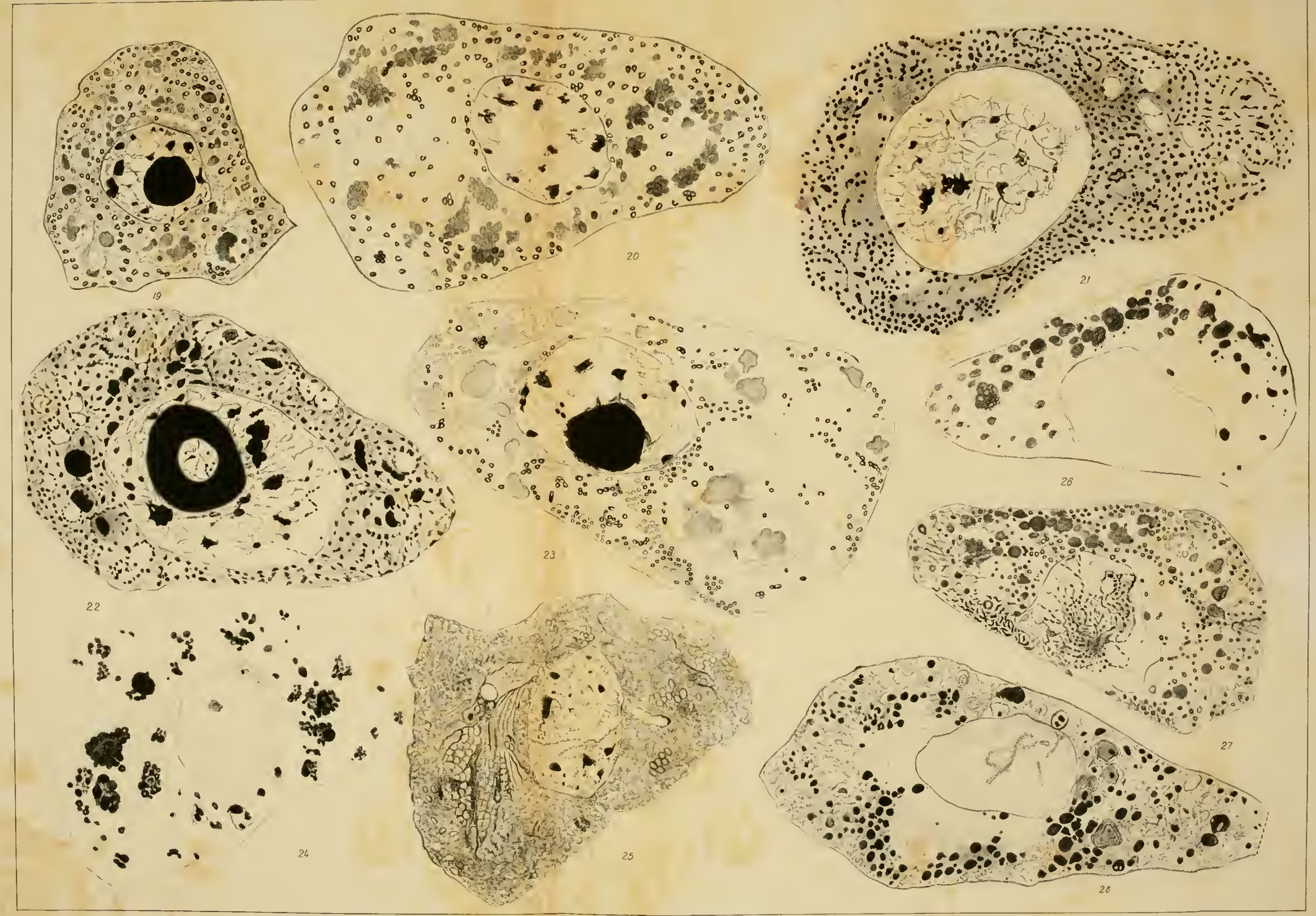
E. Orman ad nat. del.   Imp Giele, Louvain   J. Singelée, lith. Bruxelles



E. Orman ad nat. del.

Imp. F. Giele, Louvain.

J. Singelée, lith. Brux.



E. Orman ad nat. del.   Imp. Giele. Louvain   J. Singelée. lith. Brux.



E. Orman ad nat. del. Imp. Giele. Louvain J. Singelée, lith. Brux.

Le chondriosome dans les champignons

(NOTES PRÉLIMINAIRES)

PAR

F. A. JANSSENS

PROFESSEUR A L'UNIVERSITÉ DE LOUVAIN,

E. VAN DE PUTTE et J. HELSMORTEL

ÉTUDIANTS EN MÉDECINE.

(*Manuscrit déposé le 15 avril 1913.*)

Le chondriosome dans les champignons

PAR

F. A. JANSSENS

L'appareil mitochondrial a été fort peu étudié dans les plantes inférieures. A notre connaissance il n'y a dans la littérature qu'une courte notice de Guillermond à ce sujet (C. R., 153, 1911). L'auteur commence par avouer que ses efforts pour mettre les mitochondries en évidence dans les microbes, les cyanophycées, les levures et les moisissures, ont échoué. Il a cependant pu retrouver ces organites dans les asques de la Pezize commune, *Pustularia vesiculosa*. La description qu'il en donne répond à une figure des comptes rendus; la voici : « Ces corps apparaissent à l'extrémité des filaments ascogènes autour des 4 noyaux qui occupent les crosses aux dépens desquels se constitueront les asques. Ils se montrent sous forme de filaments très enchevêtrés les uns dans les autres et forment sur l'un côté du noyau une masse confuse dans les asques. Aux débuts de leur naissance ils se localisent sur tout le pourtour du noyau et présentent l'aspect de filaments rectilignes plus ou moins flexueux, c'est-à-dire de chondriocontes. Au fur et à mesure que l'asque grandit, on en voit aussi apparaître dans la région apicale de la cellule ».

Nous ne pensons pas qu'il existe dans la littérature, déjà énorme, du chondriosome des données plus précises concernant les champignons (¹).

Nous avons obtenu des résultats si remarquables dans la dite pezize et dans la levure que nous croyons utile d'en donner immédiatement les résultats dans les deux notes préliminaires qui vont suivre.

(¹) Pour la littérature de cet objet nous renvoyons au très intéressant travail de J. Duesberg : *Plasmosomen*; XC. Ergeb. d. Anat. und Entw., Band XX, 2. Halfte, 1912.

Le chondriosome dans les asques de „ Pustularia vesiculosa "

PAR

F. A. JANSSENS et E. VAN DE PUTTE

PLANCHE I.

La *Pustularia vesiculosa* est la pezize la plus fréquente aux environs de Louvain. Nous l'avons récoltée au mois d'octobre, à un moment où elle est en pleine fructification. Sur le vivant on pouvait voir les spores à divers stades de leur développement. Beaucoup d'asques n'étaient pas encore en sporulation. Dans ces dernières, le fait est connu, on trouve un glycogène abondant. De plus l'iode colore la membrane de l'asque en bleu, intensément surtout au bout libre des sporanges presque murs. On sait que les spores elliptiques et lisses dans cette espèce sont au nombre de huit. Pour obtenir des fixations convenables, nous avons séparé l'*hyménium* du *stroma* volumineux sousjacent. Malgré cette précaution, la fixation au liquide de BENDA ne pénètre pas dans toute la longueur des asques, dont les extrémités libres seules ont été suffisamment fixées pour permettre un contrôle des résultats obtenus par les liquides de REGAUD. Parmi ces derniers, c'est le liquide désigné par cet auteur par le chiffre romain V (formol bichromate) qui nous a le mieux servi.

Le tissu ainsi fixé a été coupé longitudinalement par rapport aux asques ou perpendiculairement à elles. On a pu réussir des coupes à 4 μ, qui ont été colorées en noir dans l'HEIDENHAIN et ont livré des préparations on ne peut plus électives et claires.

On trouve l'appareil mitochondrial dans les asques à tous les stades de leur évolution jusqu'à la formation des spores.

Quand l'asque, très jeune encore, se présente sous forme d'une simple éminence au fond de l'hyménium, les mitochondries se trouvent groupées en un petit amas tout contre le noyau. Ce sont de petits granules très fins et extrêmement rapprochés, coiffant le noyau surtout d'un côté, FIG. 1.

Quelques granules sont isolés, d'autres forment de petites chainettes ou même de très fins petits bâtonnets. Ils sont noyés dans un hyaloplasme qui ne montre que quelques très petites alvéoles isolées, FIG. 1. La FIG. 2 nous met en présence d'une asque un peu plus âgée. On ne peut dire si le chondriosome y est plus développé, mais il est certainement plus distendu. On y remarque déjà un plus grand nombre de chondriocontes. L'ensemble est encore réuni en une masse, moins dense assurément, et qui maintenant gît en dessous du noyau. Celui-ci a dépassé la masse en question pour garder sa place vers la partie médiane de la cellule. La FIG. 3 nous montre une asque beaucoup plus grande. Le noyau, très volumineux, divise le protoplasme en deux parties nettement distinctes. Vers la base, nous trouvons une structure alvéolaire remarquablement nette, tandis que vers le sommet l'hyaloplasme paraît peu modifié. Les mitochondries sont en pleine prolifération; elles se présentent sous forme de chondriomites ou filaments granuleux. Nous observons que, très souvent, deux séries de ces sortes de streptocoques courent parallèlement l'une par rapport à l'autre. — Ce fait pourrait être mis en relation avec la manière dont ils prennent naissance. — Les chondriocontes sont rares jusqu'ici. Il faut remarquer que les granules se rencontrent dans l'hyaloplasme, jamais dans les alvéoles. A mesure que l'asque grandit et que l'eau l'envahit, les alvéoles grossissent et la structure alvéolaire à la BÜTSCHLI se perd graduellement pour faire place à une structure vacuolaire plus ou moins grossière, FIG. 3, 4, 5, 6. La structure la plus jeune se rencontrera toujours au sommet, la plus différenciée à la base, et le noyau nage entre les deux.

A mesure aussi que l'asque vieillit, les chondriocontes font de plus en plus nettement leur apparition. Ces derniers sont flexueux et leur plasticité est démontrée par le fait qu'ils contournent plus ou moins les alvéoles et les vacuoles. Ce détail s'observe avec une évidence variable dans les FIG. 4, 5, 6, et est surtout clair dans cette dernière.

Il n'est pas possible de douter un moment du naturel de telles formations. Quand la fixation ou la coloration ont moins bien réussi, il devient souvent difficile de distinguer des éléments aussi délicats dans un protoplasme aussi nettement alvéolaire, et on pourrait alors croire à l'existence

d'un réseau dont on ne peut poursuivre toutes les trabécules avec une netteté suffisante. Mais dans le cas de bonnes préparations, qui ne sont d'ailleurs pas rares, l'esprit le plus sceptique est entraîné à la conviction. Nous ne croyons pas qu'il existe un objet plus beau que l'asque de la pezize pour *demontrer* le chondriosome.

Nous réservons l'étude du glycogène dans des asques plus âgées. Disons ici qu'au milieu du glycogène le chondriosome se présente à peu près comme dans la FIG. 7 : mitochondries plus ou moins disposées en lignes, chondriocontes, anneaux, anneaux à queue, etc.

Dès que les spores apparaissent, l'asque se vide de chondriosome, au moins dans la partie occupée par les spores plus ou moins achevées.

Avant qu'aucune membrane n'entoure la très jeune spore, on voit celle-ci déjà remplie d'un appareil mitochondrial très développé. Il se présente sous forme de très fins chondriocontes peu allongés, groupés autour du noyau, et de grandes vacuoles, FIG. 8. Ces dernières diminuent en volume et en nombre au fur et à mesure que la spore mûrit et que la membrane se développe. Pendant ce temps, les chondriocontes grossissent, FIG. 9 et 10. Enfin il semble que les chondriocontes se sectionnent pour donner naissance à des filaments granuleux et enfin à des granules isolés, FIG. 11.

Nous n'avons pu poursuivre leur histoire plus loin, attendu que la membrane de la spore devient de plus en plus imperméable aux réactifs et que bientôt plus rien ne l'attaque.

Déjà à l'âge de la FIG. 11 la spore semble posséder un protoplasme vitreux, et quelques spores seulement montrent encore un contenu historié.

Plus tard, la masse du protoplasme se présente comme du verre, et dans les cas, très rares, où le noir d'HEIDENHAIN l'entame, on voit tout au plus une coloration gris-bleuâtre dans laquelle il n'est même plus possible d'entrevoir le noyau. Malgré cela les mitochondries se voient encore. Un peu plus tard, la spore se colore en jaune et dès ce moment, aucun de nos colorants ne la pénètre plus, même à chaud.

Nous pouvons clore cette note en disant que le chondriosome très net de l'asque dans la *Pustularia vesiculosa* est une partie fort importante de son protoplasme, qui passe entièrement dans les spores, lors de leur formation.

Le chondriosome dans les Saccharomycètes

PAR

F. A. JANSSENS et J. HELSMORTEL

PLANCHE II.

Bien des granules ont été signalés dans les levures. L'un de nous [1] en a trouvé qui peuvent être rapprochés de ceux signalés par RAUM, HIÉRONYMUS et d'autres. L'étude en a été reprise par GUILLERMOND, qui leur a donné le nom de granules métachromatiques [2] et pense, d'ailleurs avec JANSSENS et LEBLANC, qu'ils constituent des matières de réserve.

Il nous a semblé que cette étude est à reprendre à la lumière des données modernes sur le chondriosome. La remarque de GUILLERMOND, disant qu'il n'est pas parvenu à différencier des mitochondries dans les levures, n'était pas de nature à nous encourager. D'autre part la pezize, si rapprochée de la levure, nous révélait un système mitochondrial si évident qu'il nous parut extrêmement peu probable que les saccharomycètes n'en eussent pas.

Dès le commencement de notre étude, des préparations à la méthode de BENDA nous donnèrent l'impression que les levures possèdent un chondriosome. Toutefois cette méthode est d'un usage délicat, et surtout exige, vers la fin de l'opération, la dessiccation des préparations. C'est là un inconvénient très grave surtout pour les levures. Ces dernières, en effet, par la dessiccation se déforment complètement et, généralement, se rapetissent beaucoup, ce qui rend l'étude sensiblement plus difficile et donne naissance à des replis de la membrane qui faussent les images. Nous avons donc dû recourir à des méthodes qui permettent la déshydratation lente et graduelle et nous nous sommes adressés à celles de REGAUD [3]. Les fixateurs indiqués

---

(1) JANSSENS et LEBLANC. *Recherches cytologiques sur la cellule de levure;* La Cellule, t. XIV, 1er fasc.

(2) A. GUILLERMOND : *Recherches cytologiques sur les levures.* Storck. Lyon, 1902.

(3) CL. REGAUD : *Étude sur la structure des tubes séminifères*; Arch. d'Anat. micr., t. II, 1910.

par REGAUD sous les chiffres romains III et V nous ont donné d'excellentes préparations. De ces deux, III, formol picrique, et V, formol bichromate, suivis de chromisation ultérieure et de coloration au noir d'HEIDENHAIN, le second nous a donné des résultats plus constants que le premier. Ces liquides fixent admirablement bien les levures. On peut même faire varier la technique dans une très large mesure sans que la netteté des images soit altérée. En voici quelques exemples : la FIG. **4** représente deux cellules d'après une préparation fixée pendant 10 minutes au REGAUD III ; les FIG. **5** et **6** ont été fixées pendant une heure, **5** au REGAUD III, et **6** au REGAUD V; la FIG. **7** représente des levures fixées au REGAUD V pendant 24 heures à froid; les FIG. **8** et **9** au même liquide, pendant le même temps, mais à la température de 53° C. Les FIG. **1**, **2** et **3** proviennent de fixations au BENDA pendant 4 jours. Dans les préparations faites aux liquides III et V de REGAUD, les cellules possèdent toutes un aspect analogue, sauf que quelques-unes sont munies principalement de mitochondries associées deux par deux ou en chainettes nettement résolubles, tandis que d'autres sont surtout pourvues de chondriocontes, FIG. **6** et **7**.

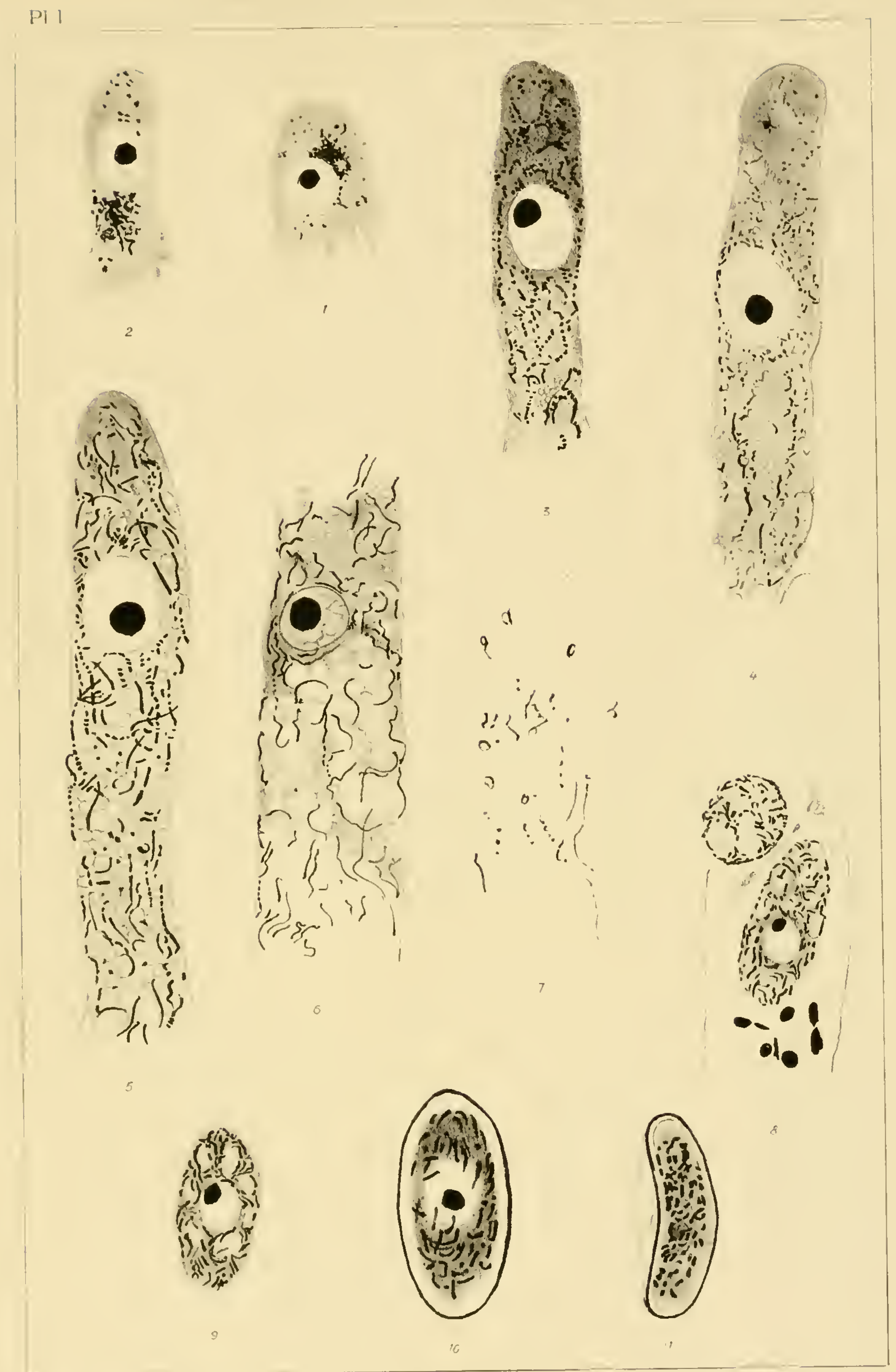
Dans les préparations à la méthode de BENDA les figures sont souvent difficiles à démêler, parce que d'autres granules, se trouvant dans les levures, sont conservés et souvent intensément et très diversement colorés. L'étude de ces granules et de leur origine nous occupe en ce moment. Dans la plupart des préparations au BENDA on trouve une certaine quantité de cellules nanties de ces granules, tandis que d'autres qui n'en portent pas, ont alors une organisation mitochondriale, FIG. **1**, **2** et **3**, analogue à celle qui nous est révélée par les méthodes de REGAUD

Cet appareil mitochondrial n'était pas un inconnu pour l'un de nous, qui avait fait, il y a déjà cinq ans, des préparations de levures fixées au FLEMMING, coupées au microtome et colorées à l'HEIDENHAIN, où il dessina, à une époque où les chondriocontes étaient inconnus, des images dont deux sont reproduites telles quelles dans notre FIG. **10**.

Cette courte note suffira pour donner une idée préliminaire du chondriosome dans les levures. Elle laisse volontairement dans l'ombre des détails même essentiels de cette étude, mais parviendra, pensons-nous, à convaincre le lecteur de l'existence d'un chondriosome dans les saccharomycètes.

Pustularia vesiculosa

Pl. I



Saccharomyces cerevisiae

Pl II

a b c

1

a b

2

a 3 b

a b

4

5

a b c d e

6

a b c

7

a b c d

8

a c d b 9

a b

10

F A Janssens ad nat del Imp Giele Louvain J Singelée lith. Brux

